ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 77

4

АПРЕЛЬ



„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1992

УДК 561 : 56 (113.3) (574.5)
© 1992

Н. С. Снигиревская, Л. Е. Попов, Д. Здебска

НОВЫЕ НАХОДКИ ОСТАТКОВ ДРЕВНЕЙШИХ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ В СРЕДНЕМ ОРДОВИКЕ ЮЖНОГО КАЗАХСТАНА

N. S. SNIGIREVSKAYA, L. E. POPOV, D. ZDEBSKA. NEW FINDINGS OF THE OLDEST HIGHER PLANTS REMAINS IN THE MIDDLE ORDOVICIAN OF THE SOUTH KAZAKHSTAN

Из отложений среднего ордовика (карадок) Южного Казахстана описаны новые находки высших наземных растений с хорошо выраженной кутикулой и устьицами. Это наиболее ранняя достоверная регистрация высших растений в истории наземной флоры. Приводится дополненный диагноз *Akdalaphyton caradocki* Senk. Обсуждаются некоторые вопросы ранней эволюции высших растений, корни которых, по-видимому, уходят в кембрий или даже венд. Отмечаются совместные захоронения высших растений и фауны замковых брахиопод, характерных для литорали. Высказывается предположение о тесной взаимосвязи бентосных и наземных островных экосистем с участием высших растений.

Первые сведения о находках предположительно высших растений в средне- и верхнеордовикских отложениях Чу-Илийских гор и Западного Прибалхашья были опубликованы М. А. Сенкевич более 30 лет назад (Рукавишникова, Сенкевич, 1958; Сенкевич, 1963). Ее вывод о принадлежности к высшим растениям исследованных остатков основывался на изучении их внешней морфологии, формы сохранности и условий захоронения. Сенкевич описала плауновидное *Akdalaphyton caradocki* Senk. и членистостебельное *Saritиma tatjanae* Senk. Другие остатки были отнесены к *Caulis* sp. и рассматривались в рамках двух типов — Psilopsida и Pteropsida. Часть остатков Сенкевич отнесла к Plantae incertae sedis.

Исследованная коллекция (БИН, № 1674) растительных остатков из Южного Казахстана была собрана в отложениях андеркенской свиты Чу-Илийских гор Л. Е. Поповым в 1981—1985 гг. В ней оказались остатки *A. caradocki* и *S. tatjanae* вполне удовлетворительной сохранности, что позволило их исследовать не только морфологически, но и анатомически с применением светового (СМ) и электронного сканирующего микроскопов (СЭМ). Было установлено наличие хорошо выраженной кутикулы и устьиц, что подтвердило принадлежность остатков к высшим наземным растениям.

Остатки растений собраны в средней части урочища Андеркенын-Акчоку, к западу от р. Ащису, в 45 км к северо-востоку от ст. Отар (рис. 1), в местности, стратотипической для андеркенского горизонта (Никитин, 1972; Никитин и др., 1974), в пачке переслаивающихся зеленоцветных и сероцветных песчаников и алевролитов в основании андеркенской свиты, относимой к верхней части слоев с Isotelus.

Комплекс органических остатков из этих слоев однообразен и включает зарывающиеся лингулиды Ectenoglossa sorbulakensis L. Popov, трилобиты Isotelus romanovskyi Web., довольно многочисленные остатки двустворчатых и брюхоногих моллюсков, а также стеблевые фрагменты иглокожих. Хорошая сохранность растительных остатков свидетельствует об их захоронении близ места обитания, скорее всего, на островах в зоне литорали, отвечающей I комплексу бентосных

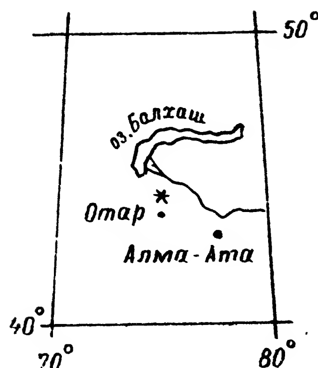


Рис. 1. Карта-схема с местонахождением *Akdalaphyton caradocki* (отмечено звездочкой).

сообществ по классификации A. Boucot (1975). Примечательно сонахождение с растительными остатками створок, а также раковин замковых брахиопод Palaeostrophomena necopina L. Popov. Возможно, расселение в пределах литорали древних высших растений способствовало закреплению распространенных в подобных условиях подвижных песчаных грунтов. Это в дальнейшем благоприятно влияло на экспансию в сторону берега других групп бентосной фауны и формирование более разнообразных сообществ.

Среднеордовикский (карадокский) возраст слоев с Isotelus не может вызывать сомнений. Вверх по разрезу слои перекрываются биогермными известняками, содержащими остатки разнообразной среднеордовикской фауны. Небольшие биогермы встречаются и в слоях с Isotelus romanovskyi (Никитин и др., 1974 : 143; рис. 29).

Материал и методика

В коллекции имеется всего 5 образцов (5 и 5а являются фрагментами одного и того же образца, традиционно именуемыми отпечатком и противоотпечатком). Остатки растений представлены мумификациями или фитолеймами, которые отнесены к одному виду *A. caradocki.* С поверхности они частично углефицированы, однако основные ткани окремненные, хотя всегда есть примесь карбоната кальция. Сохранность остатков растений удовлетворительная. Некоторые дисперсные остатки, также обнаруживающие сходство с вышеназванным видом, определены как cf. *Akdalaphyton.*

Остатки растений изучались под стереоскопической лупой МБС-2 при разных увеличениях. Анатомия исследовалась в СМ и СЭМ типа JSM-35с японской фирмы JEOL в кабинете электронной сканирующей микроскопии лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова в Санкт-Петербурге. Авторы выражают благодарность ведущему инженеру кабинета Н. В. Ченцовой и старшему инженеру Л. А. Карцевой, а также Г. И. Петровой за изготовление фотографий.

Мумифицированные остатки растений подвергались мацерации с помощью смеси плавиковой и соляной кислот в промышленной концентрации в соотношениях 1 : 3 по методике, предложенной K. Niklas (1976), и даже 1 : 5 и 1 : 7. Травление производилось в течение 24—30 ч, а также в течение очень короткого времени — всего 1—3 мин. После промывки образцы подвергались обработке смесью Шульце или перекисью водорода. Перед изучением в СЭМ они обрабатывались ЭДТА или тритоном-100 для снятия кальциевых пленок, а затем напылялись золотом.

В распоряжении авторов было 5 образцов, на которых имеется около 15 фитолейм с отпечатками и мумифицированными остатками растений, приставших к породе (compressions — в англоязычной литературе). Из них 4 представляют собой фрагменты побегов, отнесенных к *A. caradocki.* Остальные являются небольшими обрывками стеблей и тканей неопределенной морфологии, которые, судя по их микроскопическому строению, по-видимому, принадлежат тем же растениям.

Фрагмент наиболее широкого на отпечатке и наиболее толстого олиственного побега, достигающего 25 мм шир. и 35 мм дл. (обр. 2), приведен на табл. I,

2. Формально его можно было бы определить как *S. tatjanae*. Однако оказалось, что ребра на его поверхности не соответствуют структуре стебля членистостебельного, а образованы спирально расположенными ланцетно-линейными листовыми пластинками, сохранившимися объемно. Фрагмент этого побега определен как *A. caradocki* и наиболее соответствует диагнозу этого вида (Сенкевич, 1963), хотя диагноз касается безлистных стеблей. По размерам данный побег несколько превышает стебли голотипа и синтипов. Листья сохранились частично, они не менее 20 мм дл., около 5 мм шир., с одной жилкой. Основная часть фитолеймы этого побега была утрачена в процессе сбора и хранения. Однако ее мелкие фрагменты вполне доступны для микроскопического исследования.

Три фрагмента, в том числе два изображенных на табл. I, *3, 3а, 4, 4а,* представляют собой более тонкие побеги *A. caradocki*, также с объемно сохранившимися листовыми пластинками, с одной жилкой. Фрагмент побега на табл. I, *3*, *3а* (обр. 3) 45 мм дл., более 10 мм шир. Он густо покрыт спирально расположенными листьями размером 1—1.5 мм шир. и не менее 10 мм дл., в верхней части образца отогнутыми в стороны и поэтому наиболее хорошо заметными (табл. I, *3а*). Часть фрагмента побега проходит внутрь образца и выходит вновь на поверхность, так что его общая длина достигает 60 мм. В результате утраты фитолеймы на поверхности отпечатка побега в нижней части можно наблюдать ложные листовые рубцы на месте отвалившихся листовых пластинок. С помощью обработки плавиковой кислотой картина оказалась более контрастной. Листовые рубцы ромбической формы, характерной для многих плауновидных, с одной жилкой почти в центре рубца. Это вполне соответствует рисункам, приведенным Сенкевич (1963) при первоописании *A. caradocki.* По величине и форме листьев он близок к *Baragwanathia abitibiensis* Hueber (Hueber, 1983) из нижнего девона Канады, хотя форма сохранности у этих родов несколько различна, чем в значительной мере обусловлен разный облик остатков.

Очень интересны результаты анатомического исследования фитолейм этого образца. К сожалению, в СЭМ устьица наблюдать не удавалось. Однако в СМ на обрывках фитолеймы стебля обнаружены редкие устьица, одно из которых изображено на табл. II, *2*. Устьице типично актиноцитное, т. е. вокруг пары замыкающих клеток побочные клетки располагаются в виде кольца, будучи вытянутыми радиально по отношению к устьицу (Cotthem, 1970; Баранова, 1978). Число побочных клеток варьирует, у изображенного на фотографии устьица их, по-видимому, 12. По принадлежности к актиноцитному типу устьичного аппарата *A. caradocki* наиболее близок к *Barsassia ornata* M. Zalessky (Снигиревская, Богданова, 1992) — плауновидному растению из среднего девона Кузнецкого бассейна. Однако у *Barsassia* устьица более чем в 2 раза крупнее и, скорее, напоминают водные устьица, известные у современных растений. У *B. abitibiensis* устьица аномоцитные и несколько крупнее, чем у *A. caradocki* (Hueber, 1983).

На поверхности образца 3 наблюдаются фрагменты двух побегов *A. caradocki.* Они, по-видимому, являются результатом бифуркации побега, отсутствующего на образце. Один из них (42 мм дл., 5—8 мм шир., в зависимости от места измерения) изображен на табл. I, *4, 4а.* Спирально расположенные листья в основании побега прижаты к стеблю, однако в верхней части отпечатка с фитолеймой (табл. I, *4а*) видны отдельные однонервные листовые пластинки. Размер листьев около 1 мм шир., около 10 мм дл. (возможно, более). На поверхности фитолеймы наблюдаются спорадически разбросанные бугорки около 1 мм в диам., как бы приподнимающие листовые пластинки. Не исключено, что это спорангии. Однако никаких свидетельств этого нет.

Несмотря на сильное повреждение фитолеймы этого побега, удалось изготовить вполне удовлетворительные препараты. В них достаточно четко просматриваются разные ткани, слагающие лист, в том числе эпидерма с толстой кутикулой, ряды довольно глубоко погруженных устьиц, своеобразные пористые трубковидные

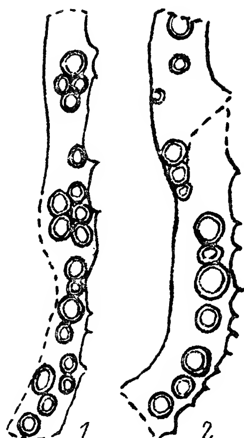


Рис. 2. Схематический рисунок двух трубковидных клеток с округлыми порами в побегах *Akdalaphyton caradocki*.

Преп. 3, ×600. Объяснения *1, 2* в тексте.

клетки, напоминающие щупальца кальмара, основную паренхимную ткань, слагающую листовые пластинки, и др. На табл. II, *1* изображен фрагмент тканей листа: видны в субгиподермальном положении тяжи длинных клеток, из которых одни с неясной структурой, более толстостенные (табл. II, *1б*, стрелки снизу), другие более тонкостенные, с крупными округлыми порами (табл. II, *1б*, стрелки сверху, *1в, 1г*), напоминающими присоски на щупальцах кальмаров. Они контактируют с толстостенными клетками и паренхимными округлыми, составляющими основную ткань листа. Эти клетки очень хорошо сохранились и показаны на табл. II, *1а*. Их обрывки можно наблюдать на отдельных участках отмацерированных трубковидных клеток (табл. II, *1в*). Последние соединяются друг с другом подобно клеткам флоэмы. Они напоминают ситовидные элементы, хотя округлые поры (возможно, это ситовидные поля?) располагаются по всей стенке клетки (табл. II, *1в, 1г*; рис. 2, *2*) или на отдельных расширенных участках клетки (табл. II, *1б*; рис. 2, *1*). Трубковидные клетки 5—7 мкм в диам., до 100 мкм дл. (возможно, более). Размеры пор 2—3 мкм в диам. Складывается впечатление, что тяжи трубковидных клеток располагаются в виде кольца в основной ткани листа, возможно, вокруг ксилемы, которая, однако, явственно пока не наблюдалась. Правда, возможно, что толстостенные клетки, наблюдаемые на табл. II, *1, 1б*, могут быть трахеидами. Из-за погруженности в гиподерму не удалось получить удовлетворительного снимка в СМ. В СЭМ устьица не найдены, хотя можно надеяться, что применение новых методик позволит их обнаружить. В СМ на одном из фрагментов наблюдаются многоклеточные шипики (или волоски) по краю листовой пластинки подобно *Cyclostigma kiltorkense* Haughuton и *Helenia karakubensis* (Schmalh.) Snig. (Снигиревская, 1987).

Образец 1 имеет отпечаток клиновидной формы, с обрывками фитолеймы размером около 25 мм дл. и 1.5 мм шир. (табл. I, *1*). По характеру поверхности и особенностям микроскопического строения он рассматривается как обрывок стебля *A. caradocki*. На поверхности образца 5 наблюдается около 10 остатков неясной морфологии, но по микроструктуре определенных как cf. *A. caradocki*. На табл. I, *5* изображена поверхность образца 5а с 6 фрагментами растительных остатков, из которых были изучены 2. Один из них отмечен стрелкой снизу (5а-I), другой — стрелкой сверху (5а-II). Оба отличаются сильно развитой кутикулой и имеют устьица (табл. II, *3, 3а, 4*). Устьица варьируют по величине и степени погруженности. На табл. II, *3, 3а* видно, что устьице погружено незначительно и просматривается с поверхности фитолеймы. Вокруг замыкающих клеток видны крупные бугорки (отмечены стрелками). Устьице на табл. II, *4* погружено глубже и наблюдается изнутри, со стороны гиподермы. Оба устьица с открытыми апертурами и довольно сильно выраженными кутикулярными гребнями с выростами. Замыкающие клетки в плане 35—45 мкм дл., апертура около 7—8 мкм дл. и около 1 мкм шир. Характер побочных клеток наблюдать не удалось. По размерам устьица cf. *A. caradocki* сходны с устьицами растений *Cooksonia*, наиболее древние находки которых отмечены в нижнем девоне Шропшира в Шотландии (Edwards et al., 1986).

Представляется полезным напомнить диагнозы, данные Сенкевич (1963) для ордовикских растений Казахстана.

Lycopsida incertae sedis

Akdalaphyton caradocki Senk.

«Диагноз: кора покрыта рубцами удлиненно-эллипсоидного очертания, незначительно выпуклыми, расположенными по спирали. Листовые рубцы плотно примыкают друг к другу. Рубчик листового следа маленький, узкий, продолговато-овальный, помещается в верхней половине листового рубца. Филлоиды и органы спороношения не найдены» (Сенкевич, 1963 : 70).

Голотип: обр. № 3737 в колл. № 2 в Музее Поисково-съемочной экспедиции ПО ЮЖКАЗГЕОЛОГИЯ (бывш. Южно-Казахстанского геологического управления) в г. Алма-Ата; Чу-Илийские горы, правый склон лога Акдала-сай; верхний ордовик, карадок, андеркенский горизонт.

Sphenopsida incertae sedis

Sarituma tatjanae Senk.

«Диагноз: стебли членистые, с тонкими узлами. Длина междоузлий непостоянная. Поверхность междоузлий тонко ребристая или продольно морщинистая. Морщины различной ширины, от нитевидных до 0.01 см. Ребра плоские, противопоставленные, в узловых линиях несколько утолщаются. Листья и репродуктивные органы не найдены» (Сенкевич,1963 : 72).

Голотип: обр. № 1623 в колл. 2 в Музее Поисково-съемочной экспедиции ПО ЮЖКАЗГЕОЛОГИЯ (бывш. Южно-Казахстанское геологическое управление) в г. Алма-Ата; Чу-Илийские горы, северная часть урочища Сарытума; верхний ордовик, карадок, дуланкаринская свита.

Под названием Caulis Сенкевич (1963 : 76) описала ряд остатков, которые рассматривались как фрагменты стеблей: «Caulis 1 — стебли прямые, тонкие, гладкие, с четко выраженным центральным сосудистым пучком; Caulis 2 — стебли прямые или незначительно изогнутые, покрытые тонкими бороздками; Caulis 3 — стебли прямые линейно-лопатовидные, покрытые тонкими бороздками; Caulis 4 — стебли прямые, покрытые грубыми плоскими ребрами; Caulis 5 — стебли прямые, гладкие, широкие, с эллипсоидным или округлым сечением». Caulis 1—3 отнесены к типу Psilopsida, Caulis 4 — к типу Pteropsida. Часть остатков Сенкевич (1963) отнесла к Plantae incertae sedis. На основании находок плауновидных и членистостебельных в отложениях карадока Сенкевич (1963) высказалась против признания Psilopsida исходным типом в эволюции высших растений.

Новые находки позволили дополнить диагноз *Akdalaphyton caradocki* на основании изучения внешней морфологии, в частности спирального расположения ланцетно-линейных листьев и их однонервного строения. Для более развернутого сопоставления родов *Akdalaphyton* и *Baragwanathia* необходим дополнительный материал.

Род *Akdalaphyton* Senk. 1963

A. caradocki Senk. (табл. I, II; *1—5*)

Диагноз: травянистое растение, с ползучим цилиндрическим стеблем, побеги 10—30 мм в диам. (возможно, более), густо покрыты неопадавшими, спирально расположенными, мясистыми, ланцетно-линейными листьями, 5—20 мм дл., 1—1.5 мм шир., в зависимости от размеров стебля, с одной жилкой; по краю листовой пластинки наблюдаются редкие многоклеточные шипики; на поверхности стеблей и листьев хорошо выражена кутикула, имеются устьица, погруженные,

актиноцитные, замыкающие клетки в плане 35—45 мкм дл., устьичные апертуры 7—8 мм дл., хорошо заметные в эпидерме и кутикуле.

Голотип: в табл. I, *1, 1а, 1в,* Сенкевич, 1963; обр. 3737 в колл. 2 в Музее Поисково-съемочной экспедиции ПО ЮЖКАЗГЕОЛОГИЯ (бывш. Южно-Казахстанское геологическое управление) в г. Алма-Ата; Чу-Илийские горы, правый склон лога Акдала-сай; средний ордовик, карадок, андеркенский горизонт.

Стратиграфическое распространение: средний ордовик, карадок, дуланкаринский и адандеркенский горизонты.

Географическое распространение: Южный Казахстан, Чу-Илийские горы, лог Акдала-сай, урочища Андеркенын-Акчоку и Сарытума, Юго-западное Прибалхашье.

Как уже отмечалось, вместе с растительными остатками встречены остатки разнообразных животных, характерных для литорали. Это позволяет предполагать, что плауновидное растение *A. caradocki* произрастало по берегам лагун на островах, развитых в зоне литорали. Наличие у *A. caradocki* устьиц свидетельствует о том, что это было растение наземное. Не исключено, что оно было земноводным и, вполне вероятно, испытывало периодическое влияние морских вод. Характер побегов свидетельствует о том, что они, как у многих других плауновидных, были ползучими. Подобный габитус обычно связан с развитием большой биомассы, продуцируемой в условиях монодоминантных зарослей. Вполне вероятно, что заросли *A. caradocki* способствовали закреплению подвижных песчаных грунтов в зоне литорали и формированию бентосных сообществ, следы которых обнаружены в захоронениях вместе с высшими растениями.

Необходимым условием для признания за ископаемым растением статуса высшего палеоботаники почти единодушно (например, Chaloner, Sheerin, 1979; Gensel, Andrews, 1987) считают наличие структурированных водопроводящих элементов, устьиц в покровных тканях, а также хорошо выраженной апертуры у спор в виде трехлучевого тетрадного рубца. Находки макроскопических остатков, предположительно относимых к высшим растениям, в отложениях ордовика упоминались неоднократно (например, Greguss, 1962; Kozlovski, Greguss, 1959; Obrhel, 1959; и др.). Однако, как показал I. Lemoigne (1988), описанный из ордовика Чехословакии (Obrhel, 1959) Boiophyton pragense Obrhel является колонией граптолитов.

Наиболее загадочными являются остатки высших растений, обнаруженные в эрратических валунах ордовикского возраста в долине р. Вислы близ г. Закрочима в Польше (Greguss, 1962; Kozlowski, Greguss, 1959). P. Greguss (1962) интерпретировал их как остатки мохообразных, которые, по его мнению, были значительно более древними, чем «псилофиты». Он описал следующие виды: *Musciphyton vistulense* Greguss, *M. zakroczymense* Greguss, *Hepaticaephyton polonicum* Greguss и *H. simplex* Greguss, которые относил к группе прапсилофитов, предковой для псилофитов. На основании находок этих растений Greguss (1962) выдвинул оригинальную гипотезу происхождения высших растений не в условиях моря и не от морских, а от наземных водорослей. Эта идея, вызвавшая резкую критику, в несколько модифицированной форме была развита G. Stebbins и G. Hill (1980), по мнению которых высшие растения произошли от одноклеточных почвенных водорослей, а близкие к высшим растениям по ряду черт (сходные фотосинтетические пигменты, целлюлоза в клеточных стенках, крахмал и пр.) морские зеленые водоросли были боковой линией эволюции и развивались параллельно с высшими растениями в условиях морской среды. Находки высших растений в Польше нуждаются в ревизии с применением современных методик. Препараты с остатками этих растений находятся в университете в г. Сегеде, в лаборатории Greguss.

Наиболее древние достоверные находки дисперсных структурированных водопроводящих клеток известны в нижнем силуре США (Gensel, Andrews, 1987),

дисперсных спор — также в нижнем силуре США (l. c.) и Ливии (Richardson, Mc Gregor, 1986). Наиболее ранние находки спор in situ с трехлучевым тетрадным рубцом известны в спорангиях, близких к куксонии из верхневенлокских отложений Ирландии (Edwards, Feehan, 1986), структурированных элементов ксилемы — в осях, близких к куксонии из верхнелудловских отложений Южного Уэльса (Edwards, Davies, 1979), наконец, настоящих устьиц, как уже упоминалось, — у куксонии из раннего девона Шропшира (Edwards et al., 1986).

Находка устьиц у *Akdalaphyton* является первой регистрацией в среднем ордовике этих важных адаптивных структур у растений, живших почти 450 млн лет назад. Возникновение устьичного аппарата связано с приспособлением растения к обитанию в условиях суши. Так как наличие устьиц у высших наземных растений (между понятиями «высший» и «наземный» ставить знак равенства нельзя) коррелирует с развитием водопроводящей системы, в том числе структурированных элементов ксилемы, представляется необходимым целенаправленный поиск ксилемы в тканях *Akdalaphyton* и сопутствующих растений, а также устьиц и ксилемы у растений, у которых отмечаются линзовидные щели в кутикуле, по-видимому, как правило, соответствующие устьичным апертурам. Опыт изучения среднедевонских растений *Orestovia* и *Barsassia* наглядно подтверждает это (Снигиревская, Богданова, 1992).

Данные палеомагнетизма показывают (Smith et al., 1981; Зоненшайн и др., 1984; Ушаков, Ясаманов, 1984), что так называемое Балхашское море (Палеогеография СССР, 1974), очерченное на территории нынешнего Южного Казахстана, в ордовике находилось в экваториальном поясе Земли. Местонахождения карадокских растений приурочены, скорее всего, к островам, развитым на территории Балхашского моря. Они находятся на одной широте и довольно близко от местонахождений плауновидных — рода *Baragwanathia*, известного в среднем силуре Австралии (Garratt, 1981; Garratt et al., 1984). Таким образом, барагванатиевая флора Австралии, по-видимому, была непосредственным продолжением развития тропической наземной флоры, следы которой известны в Южном Казахстане. Сенкевич (1959) описала в силуре этого района, близ колодца Тастыбулак, в северо-восточном Прибалхашье остатки плауновидного растения *Tastaephyton bulakus* Senk., которое она относила к сем. *Drepanophycaceae* и считала родственным роду *Baragwanathia*. В силуре Австралия претерпела сдвиг в южное полушарие, а Казахстанский палеоматерик, развернувшись, подвинулся к северу, хотя оба в силуре оставались в пределах тропического пояса Земли (Smith et al., 1981). Силурийские флоры Казахстана и Австралии, имея общие корни, в конце силура пошли по своему, отличному пути развития.

Отсутствие в ордовике и силуре Казахстана и силуре Австралии куксоний, а в силуре Британских о-вов, Североамериканского палеоконтинента и Подолии в СССР — плауновидных дает основание предполагать, что начиная с ордовика (а, возможно, и раньше) имелось по крайней мере два центра первичной дифференциации растительного покрова суши: один (с доминированием плауновидных) находился на островах в западном секторе экваториального пояса Палеопацифики (острова Балхашского моря, Новая Гвинея, Австралия), а второй (с преобладанием риниофитов) — в зоне контакта Североамериканского и Европейского палеоконтинентов. Находки *B. abitibiensis* в нижнем девоне Канады являются, по-видимому, результатом миграционных процессов, состоящих в расселении травянистых плауновидных в течение силура — раннего девона вдоль экватора по берегам Палео — Тихого океана и через острова эпиконтинентальных морей, развитых по его окраинам. Жизненная форма *A. caradocki* и его репродуктивная стратегия, видимо, были с небольшими модификациями унаследованы силурийскими и раннедевонскими представителями травянистых плауновидных с ползучими стеблями и, пройдя через более чем 400-летний путь развития, сохранились до наших дней. Достоверность карадокского возраста отложений с остатками *A. caradocki* не вызы-

вает сомнений. В связи с этим кажется вполне вероятным, что общие корни плауновидных и риниофитов следует искать в кембрии или даже венде.

Авторы благодарят М. А. Баранову за консультации по вопросам стоматографического исследования высших растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова М. А. Основные типы устьичного аппарата // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 14—15. — *Зоненшайн Л. П., Кузьмин М. В., Городницкий А. М.* Палеозойские океаны: попытка абсолютных реконструкций // Палеоокеанология. 27-й Межд. геол. конгр. М., 1984. Т. 3. С. 35—45. — *Никитин И. Ф.* Ордовик Казахстана. Ч. I. Стратиграфия. Алма-Ата: Наука, 1972. 270 с. — *Никитин И. Ф., Гниловская М. Б., Журавлева И. Т., Лучинина В. А., Мягкова Е. И.* Андеркенская биогермная гряда и история ее образования. Среда и жизнь в геологическом прошлом (палеоэкологические проблемы) // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. 1974. Вып. 84. С. 122—159. — *Палеогеография* СССР. Т. I. Докембрий, кембрийский, ордовикский и силурийский периоды. М.: Недра, 1974. 275 с. — *Рукавишникова Т. Б., Сенкевич М. А.* Первые находки флоры верхнего ордовика в Казахстане // Матер. по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1958. Т. 2. С. 157—160. — *Сенкевич М. А.* Находка примитивного плауновидного в силуре Казахстана // ДАН СССР. 1959. Т. 129. № 1. С. 187—190. — *Сенкевич М. А.* Новые находки флоры верхнего ордовика Казахстана // Изв. АН КазССР. Сер. геол. 1963. № 5. С. 67—81. — *Снигиревская Н. С.* О так называемой «лепидодендропсисовой флоре» Донбасса и ее геологическом возрасте // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 12. С. 1561—1571. — *Снигиревская Н. С., Богданова Л. А.* Находка устьиц и ксилемы у рода *Barsassia* (*Asteroxylaceae*) из среднего девона Кузнецкого бассейна и некоторые аспекты стоматографического исследования древних растений // Бот. журн. 1992. Т. 75. № 1. С. 5—10. — *Ушаков С. А., Ясаманов Н. А.* Глобальные реконструкции климата и течений мирового океана в фанерозое // Палеоокеанология. 27-й Межд. геол. конгр. М., 1984. Т. 3. С. 46—61. — *Boucot A. I.* Evolution and extinction of rate controls. Amsterdam; Elsevier, 1975. 427 p. — *Chaloner W. G., Sheerin A.* Devonian macrofloras // The Devonian System. Spec. papers in palaeontol. 1979. Vol. 23. P. 145—161. — *Cotthem van W.* Comparative morphological study of the stomata in the Filicopsida // Bul. Jard. Bot. Nat. Belg. 1970. Vol. 40. P. 81—239. — *Edwards D., Davies E. C. W.* Oldest recorded in situ tracheids // Nature. 1979. Vol. 263. P. 494—495. — *Edwards D., Feehan J.* Records of Cooksonia-type sporangia from Late Wenlock strata in Ireland // Nature. 1986. Vol. 287. P. 41—42. — *Edwards D., Fanning U., Richardson J. B.* Stomata and sterome in early land plants // Nature. 1986. Vol. 323. P. 438—440. — *Garratt M. J.* The earliest land plants: comment on the age of the oldest *Baragwanathia* flora // Lethaia. 1981. Vol. 14. P. 8. — *Garratt M. J., Tims J. D., Rickards R. B., Douglas J. G.* The appearance of *Baragwanathia* (*Lycophytina*) in the Silurian // Bot. J. Linn. Soc. 1984. Vol. 89. P. 355—358. — *Gensel P. G., Andrews H. N.* The evolution of early land plants // Amer. Sci. 1987. Vol. 75. P. 478—489. — *Greguss P.* Some new data on the Ordovician land plants from Poland (3) // Acta Univ. Szeged. N. S. 1962. Vol. 8. Fasc. 1-4. P. 48—58. — *Hueber F. M.* A new species of *Baragwanathia* from the Sexant formation (Emsian Northern Ontario, Canada) // Bot. J. Linn. Soc. 1983. Vol. 86. P. 57—79. — *Kozlovski R., Greguss P* . Discovery of Ordovician land plants //Acta Palaeontol. Polonica. 1959. Vol. 4. N 1. P. 1—9. — *Lemoigne I.* Le flore au cours des temps géologique. Vol. 1. Lyon, 1988. 384 p. — *Niklas V. J.* Morphological and ontogenetic reconstruction of *Parka decipiens* Fleming and *Pachytheca* Hooker from the Lower Old Red Sandstone, Scotland // Trans. Roy. Soc. Ed. 1976. Vol. 69. P. 483—499. — *Obrhel I.* Ein Landpflanzenfund im mittelböhmischen Ordovizium // Geologie. 1959. Bd 8. H. 5. S. 535—541. — *Richardson J., McGregor D. C.* Silurian and Devonian spore zones of the Old Red Sandstone continent and adjacent regions // Geol. Surv. Canada. 1986. Bull. N 364. P. 1—36. — *Smith A. G., Hurley A. M., Briden J. C.* Phanerozoic palaeocontinental world maps. Cambridge, 1981. 102 p. — *Stebbins G. L., Hill G. J. C.* Did multicellular plants invade the land? // Am. Nat. 1980. Vol. 115. P. 342—353.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук
Всесоюзный геологический институт им. А. П. Карпинского
Санкт-Петербург

Ягеллонский университет
Польша, Краков

Получено 4 IX 1991

SUMMARY

Some new findings of higher land plants with well defined cuticle and stomata are described in the Middle Ordovician deposits of the South·Kazakhstan. This is the earliest registration of authentic higher plants in the history of the terrestrial flora. The enlarged diagnosis of *Akdalaphyton caradocki* Senk. is presented. Some problems of early evolution of higher plants, the roots of which can possibly be attributed to the Cambrian and even Vend, are discussed. Common localities of higher plants and brachyopodes typical of littoral fauna are noted. The assumption is made of the close relations between benthic and terrestrial insular ecosystems in which higher plants participate.

УДК 581.9 (517.3)
© 1992

Р. В. Камелин, И. А. Губанов, Ш. Дариймаа, Э. Ганболд

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ ХРЕБТА ЭРЭН-ДАБА (МОНГОЛЬСКАЯ ДАУРИЯ)

R. V. KAMELIN, I. A. GUBANOV, Sh. DARIJMAA, E. GANBOLD. VASCULAR PLANTS OF THE EREN-DABA MOUNTAIN RANGE (THE MONGOLIAN DAURIYA)

Публикуется список сосудистых растений, собранных авторами в 1985—1990 гг. на хр. Эрэн-Даба, насчитывающий около 800 видов. Приведен краткий анализ флоры хребта, сообщается об общем характере растительности хребта. Более $^1/_3$ видов, включенных в список, приводится авторами для Монгольской Даурии (или ее восточной части) впервые.

Работы последних лет ботаников Советско-Монгольской биологической экспедиции АН СССР и АН МНР сильно изменили представление о богатстве флоры Монгольской Народной Республики. Число таксонов сосудистых растений, известных в этой стране, возросло почти на 20%. Прирост этот далеко не случаен, поскольку в последние 10 лет велось детальное флористическое изучение отдельных регионов, главным образом пограничных, довольно труднодоступных, но весьма контрастных по отношению к широким в основной части МНР зональным полосам, обладающим относительно однородной флорой. Изучение сравнительно ограниченных регионов, таких как пограничные с Китаем территории Монгольского Алтая и Джунгарии, Прихинганья, а также горных районов Северной Монголии вскрыло и совершенно недостаточную изученность состава естественных флор ранее выделявшихся флористических районов (Грубов, 1982). Число видов, ранее не зарегистрированных в тех или иных районах, также оказалось весьма обширным и сильно изменило наши представления об уровне богатства естественных флор Монголии. Между тем только правильное представление об уровне богатства и оригинальности естественных флор и может быть положено в основу любого районирования по ботаническим признакам. Поэтому и дополнительные знания о составе флор отдельных природных регионов приводят к изменению ряда представлений о границах тех или иных флористических выделов на территории МНР и связях отдельных районов Монголии с соседними территориями.

В связи с этим авторы провели серию работ, в которой подвели итоги детальных (многократных) флористических исследований отдельных регионов МНР. Одним из достаточно естественных регионов мы считаем хр. Эрэн-Даба. Авторы работали довольно продолжительное время в разных частях хребта, неоднократно пересекали его из долины р. Улдза в долину р. Онон и обратно (в августе—сентябре 1985 г., июле—августе 1987 г., августе 1989 г., июле—августе 1990 г.). Кроме авторов этой статьи, в составе флористических отрядов, работавших в указанное время, в разные сроки были ботаники А. Л. Буданцев, Ю. В. Гамалей, В. И. Грубов, О. П. Камелина, Р. В. Суховерко. Мы благодарны им за помощь в полевых работах. Выражаем признательность также Л. В. Аверьянову, Т. В. Егоровой, Л. И. Иваниной, В. С. Новикову,

А. К. Скворцову, Н. Н. Цвелеву и другим специалистам, принявшим участие в определении собранного гербария. Результаты наших флористических изысканий оказались весьма впечатляющими: на хр. Эрэн-Даба выявлено множество видов, новых для Монгольской Даурии или ее восточного участка, а ряд видов оказался новым и для флоры всей республики (Губанов и др., 1986, 1987, 1989; Улзийхутаг, Губанов, 1987; Камелин и др., 1988; Грубов и др., 1990; Дариймаа, Губанов, 1990; Камелин, Буданцев, 1990).

Хр. Эрэн-Даба (Эрэн-Нуру) расположен на восточной окраине Хэнтэйского нагорья между 111 и 113° в. д., 48°40′ и 49°30′ с. ш. На значительном протяжении (а общая длина хребта достигает 190 км) он является водоразделом между двумя крупными реками Восточной Монголии — Ононом и Улдзой. Однако и юго-západнее истоков Улдзы хребет еще достаточно хорошо выражен вплоть до пос. Баян-Адрага. Более того, именно на этом отрезке хребет имеет интересное сквозное ущелье р. Шусын-гол. В центральной части хребта, в красивейшем ущелье р. Онон, севернее переправы на пос. Дадал, к Эрэн-Даба относится не только правобережный водораздельный хребет, но и небольшой левобережный массив гор на водоразделе Онона и притоков Бальджин-гола, в частности массив Их-Ёл-Амрилэн-Гуй (1370 м над ур. м.). На северо-востоке Эрэн-Даба непосредственно переходит в хр. Эрмана, который на значительном протяжении является границей между МНР и СССР.

Эрэн-Даба — типичный среднегорный хребет с высотами 1370—1450 м над ур. м., простирающийся с северо-востока на юго-запад. Лишь наивысшая точка хребта — вершина Бурэн-Хан — достигает 1560 м. Сглаженные отроги Хэнтэя в бассейнах рек Бальджин-гол, Агуйн-гол и Кыра не уступают ему по высоте. Более того, массивы мелкосопочников на правобережье Улдзы и в ее истоках на значительном протяжении даже выше, чем Эрэн-Даба. Но ни в том, ни в другом случаях мы не можем говорить о сколько-нибудь хорошо выраженных горных хребтах. Эрэн-Даба, несмотря на небольшие высоты, напротив, — типичный горный хребет с хорошо выраженными склонами и относительно высокими перевалами. Сложен он преимущественно гранитами и гранодиоритами, кое-где перемежающимися плотными метаморфическими и доломитизированными сланцами с жилами кварцитов и слюд, а также зеленоватыми филлитовидными сланцами. Ни одной сколько-нибудь крупной реки не начинается на склонах Эрэн-Дабы, но хребет изрезан множеством ущелий-падей (особенно на северо-западном макросклоне), часть которых в глубине хребта ветвится, в том числе под углом, близким к прямому. Преобладающие почвы на низких уровнях — каштановые и темно-каштановые, на более высоких (особенно в закрытых ущельях северных экспозиций) — лесные подзолы, местами сильно заторфованные пески. Для центральной части хребта характерно наличие на склонах обширных участков скал, раскинувшихся то в виде гранитных палаток-останцов, то в виде массивных выходов, на которых развиты исключительно маломощные примитивные почвы. Нередки по всему хребту и склоновые каменные россыпи — «курумы», а кое-где и участки осыпных склонов (вплоть до подвижных осыпей).

Растительный покров хребта пестр и разнообразен. На юго-восточном макросклоне в основном господствуют березняки, обычно вторичные, а в верхних частях падей обитает значительный неморальный комплекс видов. Массивы хвойного леса здесь редки. Лишь ближе к бортам поймы Улдзы кое-где развиты сосновые леса и рощицы, да в верхних частях падей — лиственничники из *Larix gmelinii* (редко) и *L. czekanowskii.* Нижние части падей заболочены, особенно при выходе из гор, заняты ерниками из *Betula fusca* и видов *Salix.* С березняками здесь перемежаются участки луговых степей, а на местных водоразделах — и участки «даурской прерии» с *Filifolium sibiricum*, видами *Lespedeza* и др. Все каменистые склоны и осыпи заняты здесь богатым комплексом степных кустарников и низких ксерофильных деревьев: *Armenica sibirica, Ulmus macrocarpa, Rhamnus parvifolia, Ribes*

pulchellum, Spiraea pubescens, S. aquilegifolia и др., в травяном покрове которых богато представлены крупные злаки и даурское разнотравье: *Stipa sibirica, Spodiopogon sibiricus, Agropyron aegilopoides, Cleistogenes kitagawae, Lespedeza davurica, L. hedysaroides, Polygonatum sibiricum, Clematis hexapetala, Saposhnikovia divaricata, Patrinia rupestris, Artemisia gmelinii, Filifolium sibiricum* и многие другие, в том числе лугостепные элементы.

На северо-западном макросклоне хребта роль хвойных намного выше. Прежде всего здесь широко представлены сосняки из *Pinus sylvestris*, иногда с участием *P. krylovii.* Это и петрофитные сухие сосняки на гранитах, и травяные сосняки на склонах, и участки (довольно крупные) сосновых лесов на предгорных равнинах, обычно лишайниковые, реже травяные остепненные. Нередки здесь и массивы лиственничников: на выпуклых участках склонов и гривах — травяных остепненных, реже кустарниковых с *Crataegus dahurica, Cotoneaster melanocarpus*, а в закрытых местообитаниях, в глубине падей, или в верхней трети склонов строго северных экспозиций — маральниковых с *Duschekia fruticosa* или даже моховых заболоченных. Есть здесь и участки моховых болот, в том числе со сфагновым торфом.

Вследствие широчайшего распространения пожаров на огромных площадях развиты то бедные вторичные березняки из белокорой *Betula platyphylla* (в том числе вейниковые), то более богатые — высокотравные. Но наиболее интересны здесь участки березняков в глубине сосновых лесов, где преобладает серокорая *B. mandshurica* (или какая-то раса, близкая к ней), а в высокотравье участвуют *Synurus deltoides, Ligularia sagitta, Aconitum ambiguum, Lilium pensylvanicum, Gentiana triflora.* На скальных выходах и осыпях (особенно южных экспозиций) более обычны осинники из *Populus tremula* s. l., иногда с участием абрикоса. На крупных же курумах, как правило, имеются окаймляющие их полосы с *Ulmus macrocarpa, Spiraea flexuosa, Pentaphylloides fruticosa, Grossularia acicularis.* Абрикосников значительно меньше, но зато абрикос иногда попадается прямо в сосняках (и тогда образует разреженный 2-й ярус), причем в горных сосняках, очень бедных по составу травяного яруса. Участков степей и даурских прерий на северо-западном макросклоне также меньше, причем чаще развиты байкальскоковыльно-разнотравные лугостепи (особенно в глубине гор в сочетании с березняками).

Замечательна пойма р. Онон как на северном отрезке хребта, так и в ущелье Онона, в центральной его части. Здесь местами развиты сосняки на песках, но особенно богато представлен настоящий уремный лес из крупных *Populus suaveolens* с участием ряда видов *Salix, Malus baccata, Padus avium, Ribes rubrum.* Участки уремного леса чередуются с разнообразными лугами — от вейниковых и канареечниковых до болотистых с осокой и пушицей, болотами и старицами, частично заболоченными и окаймленными полосами ивовых кустов. Кое-где на гривах развиты и луговые степи. На границе поймы и коренного берега нередки выходы ключей с небольшими ключевыми болотцами. На высоких участках поймы (включая нижние части коренных склонов) и на средних частях склонов левобережья Онона растет очень светлокорая форма осины, условно относимая к *Populus tremula.*

Исключительно интересными комплексами растительности характеризуется северо-западная часть хребта севернее массива Бурэн-Хан. Здесь по широким падям северо-западного макросклона местами проходит особенно широкая полоса сосняков, перемежаясь ближе к водоразделам с борами с маральником, *Duschekia fruticosa* и даже с редкой *Sorbaria sorbifolia* в приключевых вторичных березняках. Ниже сухих сосняков на дюнных песках в долинах небольших ручьев расположены крупные участки болот, главным образом ключевых с кустарниковыми ивами, *Betula fusca* и даже с голубикой *Vaccinium uliginosum.* Кое-где по бортам таких долин встречаются бедные сфагновые торфяные бугры (как правило, вместе с участками крупных лиственниц).

Контрастность местообитаний, пестрота растительных сообществ обусловливают значительное разнообразие флоры хр. Эрэн-Даба. Далее перечисляются сосудистые растения, достоверно зарегистрированные нами в этом районе. Перед названиями видов, новых для Монгольско-Даурского флористического района по сравнению с приведенными в сводке В. И. Грубова (1982), поставлены знаки «++», если о виде сообщается впервые в данной статье, или «+», если об этом мы сообщали ранее (в указанных выше работах).

Polypodiaceae s. l. ++*Asplenium altajense* (Kom.) Grub., +*Camptosorus sibiricus* Rupr., *Cheilanthes argentea* (S. G. Gmel.) G. Kunze var. *argentea*, ++*C. argentea* var. *obscura* H. Christ, +*Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., +*Dryopteris fragrans* (L.) Scott, +*Gymnocarpium jessoense* (Koidz.) Koidz. (*G. remote-pinnatum* auct. fl. Mong.), +*Polypodium sibiricum* Sipl. (*P. virginianum* auct., non L.), ++*Woodsia acuminata* (Fomin) Sipl., *W. ilvensis* (L.) R. Br., +*W. subcordata* Turcz.

Ophioglossaceae. +*Botrychium lunaria* (L.) Sw.

Equisetaceae. ++*Equisetum arvense* L., ++*E. fluviatile* L., ++*E. hyemale* L., ++*E. palustre* L., +*E. pratense* Ehrh., ++*E. scirpoides* Michx.

Pinaceae. +*Larix* × *czekanowskii* Szaf., *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr., *L. sibirica* Ledeb., +*Pinus krylovii* Serg. et Kondr., *P. sylvestris* L.

Cupressaceae. *Juniperus sabina* L., ++*J. sibirica* Burgsd.

Ephedraceae. *Ephedra monosperma* C. A. Mey.

Typhaceae. ++*Typha laxmannii* Lepech.

Potamogetonaceae. *Potamogeton vaginatus* Turcz.

Juncaginaceae. *Triglochin maritimum* L., *T. palustre* L.

Poaceae. *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski, +*Agropyron aegilopoides* Drob., *A. cristatum* (L.) Beauv., ++*A. pectinatum* (Bieb.) Beauv., *A. repens* (L.) Beauv., *Agrostis clavata* Trin., *A. gigantea* Roth, *A. mongholica* Roshev., ++*A. stolonifera* L., *A. trinii* Turcz., *Alopecurus aequalis* Sobol., *A. arundinaceus* Poir., *A. brachystachyus* Bieb., ++*Avena sativa* L., *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *B. sibirica* (Drob.) Peschk. (*B. pumpellianus* auct.), *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, ++*C. glomerata* Boiss. et Buhse, ++*C. inexpansa* A. Gray, ++*C. korotkyi* Litv. (*C. turczaninowii* Litv.), ++*C. lapponica* (Wahlenb.) Hartm., *C. macilenta* (Griseb.) Litv., *C. macrolepis* Litv., *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb., *C. pseudophragmites* (Hall. f.) Koel., *C. purpurea* (Trin.) Trin., ++*C. sajanensis* Malysch., *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv., ++*Cleistogenes foliosa* Keng, *C. kitagawae* Honda, ++*C. squarrosa* (Trin.) Keng, *Deschampsia sukatschewii* (Popl.) Roshev., ++*Elymus brachypodioides* (Nevski) Peschk., *E. dahuricus* Turcz. ex Griseb., ++*E. excelsus* Turcz. ex Griseb., *E. gmelinii* (Ledeb.) Tzvel., *E. komarovii* (Nevski) Tzvel., *E. sibiricus* L., *Eragrostis minor* Host, +*E. pilosa* (L.) Beauv., *Festuca altaica* Trin., *F. valesiaca* Gaud. s. l., *F. lenensis* Drob., *F. ovina* L., *F. sibirica* Hack. ex Boiss., *Glyceria triflora* (Korsh.) Kom., *Helictotrichon dahuricum* (Kom.) Kitag., *H. pubescens* (Huds.) Pilg., *H. schellianum* (Hack.) Kitag., *Hierochloë glabra* Trin., *H. odorata* (L.) Beauv., *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link, ++*H. roshevitzii Bowden, Koeleria cristata* (L.) Pers. (*K. macrantha* (Ledeb.) Schult.), *K. mukdenensis* Domin, *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel., *L. secalinus* (Georgi) Tzvel., ++*Melica turczaninowiana* Ohwi, +*M. virgata* Turcz. ex Trin., +*Panicum miliaceum* L. subsp. *ruderale* (Kitag.) Tzvel., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch., *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., ++*Poa angustifolia* L., *P. attenuata* Trin., *P. botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom., ++*P. nemoralis* L., *P. ochotensis* Trin., *P. pratensis* L., *P. subfastigiata* Trin., *P. supina* Schrad., *Puccinellia tenuiflora* (Griseb.) Scribn. et Merr., *Setaria viridis* (L.) Beauv., ++*S. weinmannii* Roem. et Schult., +*Spodiopogon sibiricus* Trin., *Stipa baicalensis* Roshev., *S. grandis* P. Smirn., *S. krylovii* Roshev., *S. sibirica* (L.) Lam., +*Tripogon chinensis* (Franch.) Hack., ++*Trisetum sibiricum* Rupr.

Cyperaceae. *Blysmus rufus* (Huds.) Link, *B. sinocompressus* Teng et Wang, *Carex argunensis* Turcz. ex Trev., *C. atherodes* Spreng. (*C. orthostachys* C. A.

Mey.), +*C. bohemica* Schreb., ++*C. canescens* L., ++*C. coriophora* Fisch. et Mey., ++*C. delicata* Clarke, +*C. dichroa* Freyn, *C. duriuscula* C. A. Mey., *C. enervis* C. A. Mey., *C. gotoi* Ohwi, +*C. korshinskyi* Kom., +*C. lithophila* Turcz., ++*C. microglochin* Wahlenb., *C. norvegica* Retz., ++*C. orbicularis* Boott, *C. pediformis* C. A. Mey., +*C. rhynchophysa* C. A. Mey., *C. schmidtii* Meinh., ++*C. sedakowii* C. A. Mey. ex Meinh., *C. songorica* Kar. et Kir., +*C. supermascula* V. Krecz., ++*C. vesicata* Meinh., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *E. uniglumis* (Link) Schult., *E. yokoscensis* (Franch. et Savat.) Tang et Wang, *Eriophorum brachyantherum* Trautv. et Mey., ++*E. gracile* Koch, *E. polystachyon* L., *Kobresia filifolia* (Turcz.) Clarke, *Scirpus hippolytii* V. Krecz., *S. orientalis* Ohwi.

Juncaceae. Juncus alpino-articulatus Chaix, +*J. ambiguus* Guss., *J. bufonius* L., +*J. leucochlamys* Zing. ex V. Krecz., +*J. orchonicus* V. Novikov, *J. salsuginosus* Turcz., +*J. turczaninowii* (Buchenau) Freyn, +*J. turkestanicus* V. Krecz. et Gontsch., *Luzula pallescens* Sw.

Liliaceae s. l. *Allium anisopodium* Ledeb., *A. bidentatum* Fisch. ex Prokh., *A. leucocephalum* Turcz. ex Ledeb., *A. prostratum* Trev., *A. ramosum* L. (*A. odorum* L.), *A. schoenoprasum* L., *A. senescens* L., ++*A. spirale* Willd., *A. splendens* Willd. ex Schult. et Schult. f., +*A strictum* Schrad., ++*A. tenuissimum* L., *Asparagus dahuricus* Fisch. ex Link, *Gagea pauciflora* (Turcz. ex Trautv.) Ledeb., *Hemerocallis lilio-asphodelus* L., *H. minor* Mill., *Lilium martagon* L., *L. pensylvanicum* Ker-Gawl. (*L. dauricum* Ker-Gawl.), *L. pumilum* Delile, *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, ++*M. dilatatum* (Wood) Nelson et Macb., +*Paris verticillata* Bieb., ++*Polygonatum humile* Fisch. ex Maxim., *P. odoratum* (Mill.) Druce, *P. sibiricum* Delaroche, ++*Veratrum lobelianum* Bernh., *V. nigrum* L.

Iridaceae. Iris dichotoma Pall., *I. flavissima* Pall., *I. lactea* Pall., *I. potaninii* Maxim., *I. ruthenica* Ker-Gawl., +*I. sanguinea* Donn, *I. tigridia* Bunge, *I. uniflora* Pall. ex Link.

Orchidaceae. Coeloglossum viride (L.) C. Hartm., ++*Corallorhiza trifida* Chatel., +*Cypripedium guttatum* Sw., *Dactylorrhiza salina* (Turcz. ex Lindl.) Soó, +*Epipogium aphyllum* (F. W. Schmidt) Sw., ++*Goodyera repens* (L.) R. Br., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., +*Herminium monorchis* (L.) R. Br., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. (*Microstylis monophyllos* (L.) Lindl.), +*Neottianthe cucullata* (L.) Schlecht., +*Perularia fuscescens* (L.) Lindl., +*Spiranthes amoena* (Bieb.) Spreng.

Salicaceae. Populus suaveolens Fisch., *P. tremula* L. s. l.[1] Salix bebbiana Sarg., +*S. brachypoda* (Trautv. et Mey.) Kom., *S. caesia* Vill., ++*S. divaricata* Pall., *S. kochiana* Trautv., *S. ledebouriana* Trautv., *S. microstachya* Turcz., *S. miyabeana* Seemen, *S. pseudopentandra* (B. Floder.) B. Floder., ++*S. rhamnifolia* Pall., *S. rorida* Laksch., *S. rosmarinifolia* L., *S. schwerinii* E. Wolf, *S. taraikensis* Kimura.

Betulaceae. +*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar (*Alnus fruticosa* Rupr.), *Betula fruticosa* Pall., *B. fusca* Pall. ex Georgi, +*B. mandshurica* (Regel) Nakai, *B. platyphylla* Sukacz.

Ulmaceae. Ulmus macrocarpa Hance, *U. pumila* L.

Cannabaceae. Cannabis ruderalis Janisch.

Urticaceae. +*Parietaria micrantha* Ledeb., *Urtica angustifolia* Fisch. ex Hornem., *U. cannabina* L.

Santalaceae. Thesium refractum C. A. Mey., +*T. saxatile* Turcz. ex DC.

Polygonaceae. ++*Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn., +*Polygonum alopecuroides* Turcz. ex Meissn., *P. alpinum* All. , *P. amphibium* L., *P. angustifolium*

---

[1] В Эрэн-Даба выявлено довольно большое разнообразие осины, частично, возможно, связанное с интрогрессией *P. tremula* и *P. davidiana* (хотя настоящего *P. davidiana* ни в Эрэн-Даба, ни вообще в МНР, по-видимому, нет). Так, только по окраске коры (частично коррелирующей с другими признаками) в Эрэн-Даба различаются преобладающая раса с очень светлой (светло-пепельной) корой, формы с зеленовато-серой корой и формы с охристой (желтовато-светло-коричневой) корой. Среди последних была обнаружена и замечательная (видимо, полиплоидная) форма с очень крупными и крупнозубчатыми листьями, а также с сильным ростом (№ 523, 2 VIII 1990).

Pall., *P. aviculare* L. s. str., *P. cognatum* Meissn. (*P. rupestre* Kar. et Kir.), *P. convolvulus* L., *P. divaricatum* L., ++*P. hydropiper* L., ++*P. intricatum* Kom., *P. lapathifolium* L., ++*P. neglectum* Bess., ++*P. rigidum* B. Skvorts., +*P. sieboldii* Meissn. (*P. belophyllum* Litv.), *P. sibiricum* Laxm., *Rheum undulatum* L., *Rumex acetosella* L., *R. gmelinii* Turcz. ex Ledeb., +*R. maritimus* L., *R. thyrsiflorus* Fingerh.

Chenopodiaceae. Atriplex sibirica L., *Axyris amaranthoides* L., *A. hybrida* L., *A. prostrata* L., *Bassia dasyphylla* (Fisch. et Mey.) O. Kuntze, *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn. (*Eurotia ceratoides* (L.) C. A. Mey.), *Chenopodium acuminatum* Willd., *C. album* L., *C. aristatum* L., *C. glaucum* L., *C. hybridum* L., *C. prostratum* Bunge, *C. striatum* (Krasan) Murr. (*C. album* var. *striatum* Krasan), *Corispermum chinganicum* Iljin, ++*C. mongolicum* Iljin, *Kochia densiflora* Turcz. ex Moq., *K. prostrata* (L.) Schrad., *Salsola australis* R. Br. (*S. pestifera* Nels.), *S. collina* Pall.

Amaranthaceae. ++*Amaranthus retroflexus* L.

Caryophyllaceae. Arenaria capillaris Poir., *Cerastium arvense* L., *Dianthus superbus* L., *D. versicolor* Fisch. ex Link, *Gypsophila davurica* Turcz. ex Fenzl, *G. patrinii* Ser., *Lychnis sibirica* L., *Melandrium apricum* (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Rohrb., *M. brachypetalum* (Hornem.) Fenzl, ++*M. mongolicum* (Maxim.) Grub., ++*Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl, ++*Silene chamarensis* Turcz., *S. jeniseensis* Willd., *S. repens* Patr., ++*Stellaria cherleriae* (Fisch.) Will., ++*S. crassifolia* Ehrh., *S. dahurica* Willd. ex Schlecht., *S. dichotoma* L., *S. graminea* L., *S. longifolia* Muehl. ex Willd. (*S. diffusa* Willd. ex Schlecht.), ++*S. palustris* Ehrh.

Paeoniaceae. Paeonia anomala L., *P. lactiflora* Pall.

Ranunculaceae. +*Aconitum ambiguum* Reichenb., *A. barbatum* Pers., *A. excelsum* Reichenb. (*A. septentrionale* auct., non Kolle), *A. turczaninowii* Worosch., ++*Actaea erythrocarpa* Fisch., *Anemone crinita* Juz., *A. dichotoma* L., ++*A. sylvestris* L., *Aquilegia sibirica* Lam., *A. viridiflora* Pall., *Atragene sibirica* L., *Batrachium* sp., *Caltha membranacea* (Turcz.) Schipcz., *C. natans* Pall. ex Georgi, *C. palustris* L., *Clematis hexapetala* Pall., *Delphinium cheilanthum* Fisch., *D. dissectum* Huth, *D. grandiflorum* L., *Halerpestes salsuginosa* (Pall. ex Georgi) Green, *H. sarmentosa* (Adams) Kom., *Pulsatilla bungeana* C. A. Mey., *P. flavescens* (Zucc.) Juz., *P. tenuiloba* (Turcz.) Juz. (*P. bungeana* var. *tenuiloba* (Turcz.) Grub.), *P. turczaninovii* Kryl. et Serg., +*Ranunculus chinensis* Bunge, *R. gmelinii* DC., *R. japonicus* Thunb., ++*R. natans* C. Mey., *R. pulchellus* C. A. Mey, *R. radicans* C. A. Mey., +*R. repens* L., +*R. sceleratus* L., *Thalictrum alpinum* L., *T. foetidum* L., *T. minus* L., *T. petaloideum L.*, *T. simplex* L., *T. squarrosum* Steph. ex Willd., ++*Trollius ledebouri* Reichenb.

Papaveraceae. Chelidonium majus L., *Hypecoum erectum* L. (*Chiazospermum erectum* (L.) Bernh.), *Papaver nudicaule* L., *P. rubro-aurantiacum* (Fisch. ex DC.) Lundstr., ++*P. setosum* (Tolm.) Peschk.

Brassicaceae. Alyssum lenense Adams, *A. obovatum* (C. A. Mey.) Turcz., *Arabis pendula* L., +*Barbarea orthoceras* Ledeb., *Brassica campestris* L., ++*B. juncea* (L.) Czern., ++*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Clausia trichosepala* (Turcz.) Dvorak, ++*Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, *Dimorphostemon pectinatus* (DC.) Golubk., *Dontostemon integrifolius* (L.) C. A. Mey., +*D. micranthus* C. A. Mey., *Draba nemorosa* L., *Erysimum cheiranthoides* L., *E. diffusum* Ehrh., *E. flavum* (Georgi) Bobr., *E. hieracifolium* L., *Isatis oblongata* DC., *Lepidium densiflorum* Schrad., *Ptilotrichum canescens* (DC.) C. A. Mey., ++*P. dahuricum* Peschk., *Rorippa palustris* (L.) Bess. (*R. islandica* auct. fl. Mong.), ++*Sisymbrium heteromallum* C. A. Mey., *S. polymorphum* (Murr.) Roth, *Thlaspi arvense* L., *T. cochleariforme* DC.

Crassulaceae. Orostachys fimbriata (Turcz.) Berger, *O. malacophylla* (Pall.) Fisch., *O. spinosa* (L.) C. A. Mey., *O. thyrsiflora* Fisch., *Sedum aizoon* L., *S. pallescens* Freyn, *S. purpureum* (L.) Schult., +*Tillaea aquatica* L.

Saxifragaceae s. l. *Chrysosplenium alternifolium* L., ++*Grossularia acicularis* (Smith) Spach, +*Parnassia laxmannii* Pall. ex Schult., *P. palustris* L., *Ribes diacantha*

Pall., +*R. pauciflorum* Turcz. ex Pojark., *R. pulchellum* Turcz., *R. rubrum* L., ++*Saxifraga caulescens* Sipl., *S. spinulosa* Adams.

Rosaceae. Agrimonia pilosa Ledeb., *Amygdalus pedunculata* Pall., *Armeniaca sibirica* (L.) Lam., *Chamaerhodos altaica* (Laxm.) Bunge, *C. erecta* (L.) Bunge, ++*C. trifida* Ledeb., ++*Comarum palustre* L., *Cotoneaster melanocarpus* Lodd., *C. mongolicus* Pojark., ++*C. neo-popovii* Czer., *Crataegus dahurica* Koehne ex Schneid., *C. sanguinea* Pall., ++*Filipendula angustiloba* (Turcz.) Maxim., *F. palmata* (Pall.) Maxim., *Fragaria orientalis* Losinsk., *Geum aleppicum* Jacq., *Malus baccata* (L.) Borkh., *Padus avium* Mill. (incl. *P. asiatica* Kom.), *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz (*Dasiphora fruticosa* L.), *P. parvifolia* (Fisch. ex Lehm.) Sojak, *Potentilla acaulis* L., *P. acervata* Sojak (*P. nudicaulis* auct. fl. Mong.), *P. anserina* L., *P. bifurca* L., *P. conferta* Bunge, *P. flagellaris* Willd. ex Schlecht. *P. fragarioides* L., *P. longifolia* Willd. ex Schlecht. (*P. viscosa* auct.), *P. leucophylla* Pall., *P. multifida* L. s. str., *P. norvegica* L., *P. nudicaulis* Willd. ex Schlecht., ++*P. ornithopoda* Tausch., *P. sericea* L., *P. strigosa* Pall. ex Pursh (*P. pensylvanica* auct.), *P. supina* L., *P. tanacetifolia* Willd. ex Schlecht., ++*P. tergemina* Sojak, *P. verticillaris* Steph. ex Willd., *Rosa acicularis* Lindl., *R. davurica* Pall., *Rubus sachalinensis* Lévl., +*R. saxatilis* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Sibbaldianthe adpressa* (Bunge) Juz., ++*Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Spiraea aquilegifolia* Pall., ++*S. flexuosa* Fisch. ex Cambess., ++*S. hypericifolia* L., +*S. media* Fr. Schmidt, *S. pubescens* Turcz., *S. salicifolia* L., *S. sericea* Turcz.

Fabaceae. Astragalus adsurgens Pall. (incl. *A. austrosibiricus* Schischk.), *A. brevifolius* Ledeb., *A. davuricus* (Pall.) DC., ++*A. fruticosus* Pall., *A. galactites* Pall., *A. inopinatus* Boriss., *A. laguroides* Pall., *A. melilotoides* Pall., ++*A. membranaceus* Bunge, *A. mongholicus* Bunge, *A. puberulus* Ledeb., *A. scaberrimus* Bunge, *A. tenuis* Turcz., ++*A. uliginosus* L., *A. versicolor* Pall., *Caragana leucophloea* Pojark., *C. microphylla* Lam., *C. pygmaea* (L.) DC., *Gueldenstaedtia verna* (Georgi) Boriss., *Hedysarum alpinum* L., *H. dahuricum* Turcz. ex B. Fedtsch., *H. gmelinii* Ledeb., +*H. inundatum* Turcz., *H. pumilum* (Ledeb.) B. Fedtsch. (*H. ferganense* Korsh.), *Lathyrus humilis* Fisch. ex DC., *L. palustris* L., *L. pratensis* L., *Lespedeza davurica* (Laxm.) Schindl., *L. hedysaroides* (Pall.) Kitag., *Medicago falcata* L., *M. lupulina* L., *Melilotus dentatus* (Waldst. et Kit.) Pers., *M. suaveolens* Ledeb., *Oxytropis caespitosa* (Pall.) Pers., *O. coerulea* (Pall.) DC., ++*O. deflexa* (Pall.) DC., *O. filiformis* DC., *O. glabra* (L.) DC., *O. gracillima* Bunge, *O. grandiflora* (Pall.) DC., *O. lanata* (Pall.) DC., *O. lasiopoda* Bunge, *O. leptophylla* (Pall.) DC., *O. muricata* (Pall.) DC., *O. myriophylla* (Pall.) DC., *O. nitens* Turcz., *O. oxyphylla* (Pall.) DC., *O. salina* Vass., *O. selengensis* Bunge, *O. strobilacea* Bunge, *O. turczaninovii* Jurtz., *O. viridiflava* Kom., *Thermopsis dahurica* Czefr., *Trifolium lupinaster* L., *Turukhania ruthenica* (L.) N. S. Pavlova (*Medicago ruthenica* (L.) Ledeb.), *Vicia amoena* Fisch., *V. baicalensis* (Turcz.) B. Fedtsch., *V. cracca* L., ++*V. geminiflora* Trautv., ++*V. multicaulis* Ledeb., +*V. sepium* L., *V. unijuga* A. Br.

Geraniaceae. +*Erodium cicutarium* (L.) L'Herit., *E. stephanianum* Willd., ++*Geranium eriostemon* Fisch., *G. pratense* L., *G. pseudosibiricum* J. Mayer, *G. sibiricum* L., +*G. transbaicalicum* Serg., *G. vlassovianum* Fisch. ex Link.

Linaceae. Linum sibiricum Turcz.

Rutaceae. Haplophyllum dauricum (L.) G. Don f.

Polygalaceae. Polygala hybrida DC., +*P. sibirica* L., *P. tenuifolia* Willd.

Euphorbiaceae. Euphorbia discolor Ledeb., *E. humifusa* Willd., ++*E. pallasii* Turcz.

Callitrichaceae. +*Callitriche hermaphroditica* L., +*C. palustris* L.

Balsaminaceae. +*Impatiens noli-tangere* L.

Rhamnaceae. Rhamnus parvifolia Bunge., ++*R. ussuriensis* J. Vass.

Hypericaceae. +*Hypericum attenuatum* Choisy.

Violaceae. +*Viola dactyloides* Schult., *V. dissecta* Ledeb., +*V. gmeliniana* Schult., ++*V. sacchalinensis* Boissieu, +*V. variegata* Fisch. ex Link.

Thymelaeaceae. +*Diarthron linifolium* Turcz., *Stellera chamaejasme* L.

Onagraceae. *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, ++*Epilobium davuricum* Fisch. ex Hornem., +*E. fastigiatoramosum* Nakai, *E. palustre* L.

Haloragaceae. +*Myriophyllum verticillatum* L.

Hippuridaceae. *Hippuris vulgaris* L.

Apiaceae. +*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Bupleurum bicaule* Helm., *B. multinerve* DC., *B. scorzonerifolium* Willd., ++*B. sibiricum* Vest, *Carum buriaticum* Turcz., *C. carvi* L., *Cicuta virosa* L., *Cnidium davuricum* (Jacq.) Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey., ++*Conioselinum tataricum* Hoffm., *Heracleum dissectum* Ledeb., *Peucedanum baicalense* (Redow.) Koch, *P. hystrix* Bunge, ++*P. salinum* Pall. ex Spreng., +*P. terebinthaceum* (Fisch. ex Trev.) Ledeb., *Phlojodicarpus sibiricus* (Fisch. ex Spreng.) K.-Pol., ++*Pimpinella thellungiana* H. Wolff, *Pleurospermum uralense* Hoffm., *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk., *Seseli seseloides* (Turcz.) Hiroe (*Libanotis seseloides* Turcz.), *Sium suave* Walt., *Sphallerocarpus gracilis* (Bess. ex Trev.) K.-Pol.

Cornaceae. +*Swida alba* (L.) Opiz (*Cornus alba* L.).

Pyrolaceae. *Orthilia obtusata* (Turcz.) Jurtz., +*Pyrola chlorantha* Sw., *P. incarnata* (DC.) Freyn, *P. rotundifolia* L.

Ericaceae s. l. ++*Ledum palustre* L., *Rhododendron dauricum* L., ++*Vaccinium minus* (Lodd.) Worosch., ++*V. uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L.

Primulaceae. *Androsace filiformis* Retz., *A. incana* Lam., *A. lactiflora* Pall., *A. septentrionalis* L., *A. turczaninovii* Freyn, *Glaux maritima* L., +*Lysimachia davurica* Ledeb., +*Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb., *Primula farinosa* L., *P. nutans* Georgi, *Trientalis europaea* L.

Plumbaginaceae. *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss., ++*Limonium congestum* (Ledeb.) O. Kuntze, *L. flexuosum* (L.) O. Kuntze.

Gentianaceae. ++*Anagallidium dichotomum* (L.) Griseb., *Gentiana acuta* Michx., *G. barbata* Froel., *G. decumbens* L. f., +*G. macrophylla* Pall., *G. squarrosa* Ledeb., +*G. triflora* Pall., +*Halenia corniculata* (L.) Cornaz, *Lomatogonium carinthiacum* (Wulf.) Reichenb., *L. rotatum* (L.) Fries ex Fern.

Asclepiadaceae. +*Cynoctonum purpureum* (Pall.) Pobed., +*Pycnostelma paniculatum* (Bunge) Schumann, *Vincetoxicum sibiricum* (L.) Decne.

Convolvulaceae. *Convolvulus ammanii* Desr., *C. arvensis* L. s. l.

Cuscutaceae. *Cuscuta europaea* L.

Polemoniaceae. *Polemonium racemosum* (Regel) Kitam.

Boraginaceae. *Amblynotus rupestris* (Pall. ex Georgi) M. Pop. ex Serg., *Anoplocaryum compressum* (Turcz.) Ledeb., +*Cynoglossum divaricatum* Steph., ++*Eritrichium pauciflorum* (Ledeb.) DC., ++*Hackelia deflexa* (Wahlenb.) Opiz, *Lappula intermedia* (Ledeb.) M. Pop., ++*L. redowskii* (Hornem.) Greene, *L. squarrosa* (Retz.) Dum. (*L. myosotis* Moench), ++*Mertensia davurica* (Pall. ex Sims) G. Don f., *Myosotis caespitosa* K. F. Schultz, +*M. suaveolens* Waldst. et Kit., *M. sylvatica* Ehrh. ex Hoffm.

Lamiaceae. *Amethystea caerulea* L., *Dracocephalum foetidum* Bunge, ++*D. nutans* L., *D. ruyschiana* L., +*Galeopsis bifida* Boenn., +*Lamium album* L., *Leonurus mongolicus* V. Krecz. et Kuprian., *L. sibiricus* L., *Lophanthus chinensis* (Rafin.) Benth., *Mentha arvensis* L., *Panzeria lanata* (L.) Bunge, *Phlomoides tuberosa* (L.) Moench, *Schizonepeta multifida* (L.) Briq., *Scutellaria baicalensis* Georgi, +*S. galericulata* L., *S. scordiifolia* Fisch. ex Schrank, ++*Stachys riederi* Cham. ex Benth., *Thymus dahuricus* Serg., *T. gobicus* Tschern. s. str., *T. michaelis* R. Kam. et Budantz. (*T. gobicus* auct., non Tschern.).

Solanaceae. +*Hyoscyamus niger* L., *Physochlaina physaloides* (L.) G. Don f.

Scrophulariaceae. *Castilleja pallida* (L.) Spreng., *Cymbaria daurica* L., *Euphrasia pectinata* Ten. (*E. tatarica* Fisch.), +*Limosella aquatica* L., *Linaria acutiloba*

Fisch. ex Reichenb., *L. buriatica* Turcz. ex Ledeb., +*L. melampyroides* Kuprian., *Odontites vulgaris* Moench (*O. rubra* (Baumg.) Opiz), *Pedicularis flava* Pall., *P. karoi* Freyn, +*P. resupinata* L., +*P. sceptrum-carolinum* L., +*P. spicata* Pall., *P. striata* Pall., +*P. venusta* (Bunge) Bunge, *Rhinanthus songaricus* (Sterneck) B. Fedtsch., *Scrophularia incisa* Weinm., *Veronica anagallis-aquatica* L., *V. dahurica* Stev., *V. incana* L., *V. linariifolia* Pall. ex Link, ++*V. longifolia* L., *V. sibirica* L., *V. spuria* L.

Orobanchaceae. Orobanche coerulescens Steph., +*O. korshinskyi* Novopokr.

Lentibulariaceae. Utricularia vulgaris L.

Plantaginaceae. Plantago depressa Willd., *P. major* L., *P. salsa* Pall.

Rubiaceae. Galium boreale L., +*G. trifidum* L., +*G. vaillantii* DC., *G. verum* L., *Rubia cordifolia* L.

Caprifoliaceae. Linnaea borealis L., *Lonicera altaica* Pall. ex DC., *Sambucus manshurica* Kitag.

Valerianaceae. Patrinia rupestris (Pall.) Dufr., +*P. scabiosifolia* Fisch., +*P. sibirica* (L.) Juss., *Valeriana alternifolia* Ledeb.

Dipsacaceae. Scabiosa comosa Fisch. ex Roem. et Schult.

Campanulaceae. +*Adenophora coronopifolia* Fisch., *A. gmelinii* (Spreng.) Fisch., *A. stenanthina* (Ledeb.) Kitag., *A. tricuspidata* (Fisch.) DC., *A. verticillata* Fisch., *Campanula glomerata* L.

Asteraceae. +*Achillea acuminata* (Ledeb.) Sch. Bip., *A. alpina* L., *A. asiatica* Serg., ++*A. impatiens* L., *Arctogeron gramineum* (L.) DC., +*Artemisia argyi* Lévl. et Vaniot, +*A. aurata* Kom., +*A. bargusinensis*- Spreng., +*A. capillaris* Thunb., *A. commutata* Bess., +*A. desertorum* Spreng., *A. dolosa* Krasch., *A. dracunculus* L., +*A. freyniana* (Pamp.) Krasch., *A. frigida* Willd., ++*A. giraldii* Pamp. (*A. dracunculus* L. p. p.), *A. gmelinii* Web. ex Stechm., +*A. integrifolia* L., *A. laciniata* Willd., +*A. latifolia* Ledeb., +*A. macilenta* (Maxim.) Krasch., +*A. mandshurica* (Kom.) Kom., +*A. medioxima* Krasch. ex Poljak., *A. mongolica* (Bess.) Fisch. ex Nakai, *A. monostachya* Bunge ex Maxim., +*A. oxycephala* Kitag., *A. palustris* L., *A. phaeolepis* Krasch., +*A. rubripes* Nakai, *A. rupestris* L., *A. rutifolia* Steph. ex Spreng., +*A. scoparia* Waldst. et Kit., +*A. selengensis* Turcz. ex Bess., *A. sericea* Web. ex Stechm., *A. sieversiana* Willd., +*A. stolonifera* (Maxim.) Kom., +*A. sylvatica* Maxim., *A. tanacetifolia* L., +*A. umbrosa* (Bess.) Pamp., *Aster alpinus* L. s. l., +*A. tataricus* L. f., ++*Bidens parvifolia* Willd., +*B. radiata* Thuill., *B. tripartita* L., *Cacalia hastata* L., +*Carduus crispus* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop. s. l., *C. esculentum* (Sievers) C. A. Mey., *Crepis bungei* Ledeb., *Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvel., *Echinops latifolius* Tausch, +*Erigeron acer* L., ++*E. flaccidus* (Bunge) Botsch., *Filifolium sibiricum* (L.) Kitam., *Galatella dahurica* DC., +*Gnaphalium baicalense* Kirp., *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr., *H. biennis* (Ledeb.) Tamamsch., *Hieracium umbellatum* L., ++*H. virosum* Pall., *Inula britannica* L., ++*I. salicina* L., +*Ixeridium chinense* (Thunb.) Tzvel., *I. gramineum* (Fisch.) Tzvel., *Lactuca sibirica* (L.) Benth. ex Maxim., ++*L. tatarica* (L.) C. A. Mey., +*Leibnitzia anandria* (L.) Turcz., *Leontopodium conglobatum* (Turcz.) Hand.-Mazz., *L. leontopodioides* (Willd.) Beauv., ++*Ligularia fischeri* (Ledeb.) Turcz., +*L. sagitta* (Maxim.) Ling, *L. sibirica* (L.) Cass., +*Picris hieracioides* L., +*P. japonica* Thunb., *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC., +*Saussurea acuminata* Turcz., *S. amara* (L.) DC., +*S. elongata* DC., *S. salicifolia* (L.) DC., ++*Scorzonera albicaulis* Bunge, *S. radiata* Fisch., ++*Senecio ambraceus* Turcz. ex DC., +*S. integrifolius* (L.) Clairv. (*S. campester* (Retz.) DC.), ++*S. jacobaea* L., *Serratula centauroides* L., +*Solidago dahurica* Kitag., *Sonchus arvensis* L., +*S. uliginosus* Bieb., +*Synurus deltoides* (Ait.) Nakai, +*Tanacetum vulgare* L., ++*Taraxacum asiaticum* Dahlst., *T. collinum* DC., *T. dealbatum* Hand.-Mazz., *T. mongolicum* Hand.-Mazz., +*T. mongoliforme* Doll, +*T. sinicum* Kitag., *Tragopogon trachycarpus* S. Nikit., *Youngia tenuifolia* (Willd.) Babc. et Stebb.

Итак, с хр. Эрен-Даба известно уже 775 видов сосудистых растений. Для территории в 5500 км^2 это немало, хотя вероятность обнаружения здесь еще до

30 видов весьма велика. Но все же отметим, что на территории Ононской и Южной Даурии, расположенной северо-восточнее Эрэн-Даба, по данным «Флоры Центральной Сибири» (1979), зафиксировано 886 видов (и из них 42 вида — только в Южной Даурии). Конечно, и здесь состав флоры увеличится по мере изучения (примерно на 60—65 видов вполне достоверно). Тем не менее на площади, примерно в 12 раз большей, состав флоры богаче лишь на 15%, что свидетельствует о значительном разнообразии флоры Эрэн-Даба.

Флоры, расположенные по соседству, все же очень отличаются друг от друга. При общем списке флоры в 1003 вида только во флоре Ононской и Южной Даурии встречается 236 видов, а во флоре Эрэн-Даба — 117. Следовательно, коэффициент общности этих флор, по Jaccard (K_j), ~0.65. Некоторые различия можно было бы объяснить более южным положением Эрэн-Даба. Действительно, здесь встречаются более южные и восточные монголо-дауро-маньчжурские виды, не отмеченные в Ононской и Южной Даурии, например *Woodsia subcordata, Cleistogenes kitagawae, Clausia trichosepala, Amygdalus pedunculata, Filipendula angustiloba, Diarthron linifolium, Artemisia argyi, A. aurata, A. capillaris, A. giraldii, A. mandshurica, Ligularia sagitta* и др. (до 20 видов). Часть их есть в Даурии Аргунской, и практически все встречаются в Прихинганском районе МНР. Но подобных видов в Даурии Ононской, не найденных в Эрэн-Даба, значительно больше: *Allium nerinifolium, Habenaria linearifolia, Betula davurica, Ulmus japonica, Thesium chinense, Menispermum dahuricum, Corydalis impatiens, Sophora flavescens, Lespedeza bicolor, Dictamnus dasycarpus, Angelica czernaevia, A. dahurica, Lithospermum erythrorhizon, Platycodon grandiflorus, Kalimeris integrifolia, Saussurea amurensis, S. pulchella, Serratula mandshurica* и др. (всего до 40 видов). Большая часть их имеется в Прихинганском районе МНР.

Есть в Эрэн-Даба и более южные степные и полупустынные виды, пока не найденные в Ононской и Южной Даурии: *Juniperus sabina, Ceratoides papposa, Chenopodium prostratum, Hypecoum erectum, Ptilotrichum canescens, Oxytropis viridiflava, Artemisia dolosa* и др. (до 15 видов). Но в Южную Даурию через восток МНР заходят значительно более яркие виды полупустынного комплекса: *Stipa klemenzii, Allium polyrrhizum, Atraphaxis pungens, Sphaerophysa salsula, Limonium aureum, Tournefortia sibirica, Atremisia halodendron, A. gobica*, а также виды *Suaeda, Kalidium, Salicornia* и др. (всего 17 видов). Вообще же таких видов немного, и важно отметить, что из 42 видов, по которым различаются флоры Южной Даурии и Ононской, 24 вида есть и в Бурятии в пределах СССР.

Разумеется, что в Ононской Даурии значительно больше бореальных, бореонеморальных и монтанных видов (горы здесь выше): *Diplazium sibiricum, Pteridium aquilinum, Lycopodium* sp. sp., *Pinus pumila, Cypripedium calceolus, C. macranthum, Alnus hirsuta, A. sibirica, Atragene ochotensis, Ribes procumbens, Rubus arcticus, Hypericum ascyron, Circaea alpina, Phlox sibirica, Boschniakia rossica, Potentilla inquinans, Chosenia arbutifolia, Matteuccia struthiopteris* и др. (последние 4 вида в МНР пока не найдены). Но и в Эрэн-Даба есть целый ряд подобных видов, отсутствующих в Ононской Даурии: *Larix sibirica* s. str., *Carex sedakovii, Caltha natans, Oxytropis deflexa, Geranium pseudosibiricum, Polygala hybrida, Heracleum dissectum, Pyrola chlorantha, Vaccinium minus, Trientalis europaea, Lomatogonium carinthiacum, Veronica spuria, Erigeron flaccidus* и др. По-видимому, некоторые более западные виды разной экологии проходят в Даурию южнее, через Южный Хэнтэй, и затем достигают Даурии Яблоновой (или Эрэн-Даба), но не заходят в Даурию Ононскую.

По сравнению с флорой Южного Хэнтэя в Эрэн-Даба довольно много видов, общих с видами Прихинганского района (более $^2/_3$ флоры). Мы планируем их проанализировать при публикации флористического списка Прихинганья, а здесь отметим, что видов, встречающихся в МНР только в Прихинганье и Эрэн-Даба, насчитывается до 43. Кроме упомянутых выше, это *Iris sanguinea, Paeonia lactiflora, Sorbaria sorbifolia, Spiraea elegans, Euphorbia pallasii, Rhamnus*

Крупнейшие (по числу видов) семейства и роды флоры Даурии и хр. Эрэн-Даба

Байкальская Сибирь, 1.55 млн км^2 — 2359 видов	Даурия Ононская и Южная, ~69 тыс. км^2 — 886 видов	Хр. Эрэн-Даба, ~5.5 тыс. км^2 — 775 видов
Семейства		
1. *Asteraceae* — 278	*Asteraceae* — 104	*Asteraceae* — 98
2. *Poaceae* — 221	*Poaceae* — 84	*Poaceae* — 82
3. *Cyperaceae* — 166	*Fabaceae* — 60	*Fabaceae* — 62
4. *Fabaceae* — 164	*Rosaceae* — 60	*Rosaceae* — 53
5. *Rosaceae* — 129	*Ranunculaceae* — 41	*Ranunculaceae* — 40
6. *Ranunculaceae* — 124	*Cyperaceae* — 40	*Cyperaceae* — 33
7. *Brassicaceae* — 104	*Scrophulariaceae* — 32	*Brassicaceae* — 26
8. *Caryophyllaceae* — 87	*Brassicaceae* — 28	*Scrophulariaceae* — 24
9. *Scrophulariaceae* — 80	*Chenopodiaceae* — 26	*Apiaceae* — 22
10. *Lamiaceae* — 62	*Polygonaceae* — 24	*Polygonaceae* и *Caryophyllaceae* — по 21
Роды		
1. *Carex* — 130	*Carex* — 26	*Artemisia* — 34
2. *Potentilla* — 51	*Artemisia* — 26	*Carex* — 22
3. *Oxytropis* — 51	*Potentilla* — 22	*Potentilla* — 19
4. *Artemisia* — 49	*Oxytropis* — 15	*Oxytropis* — 19
5. *Salix* — 44	*Polygonum* — 14	*Astragalus* — 15
6. *Astragalus* — 38	*Salix* — 14	*Polygonum* — 15
7. *Saussurea* — 32	*Pedicularis* — 13	*Salix* — 14
8. *Pedicularis* — 31	*Astragalus* — 12	*Allium* — 11

ussuriensis, Pimpinella thellungiana, Patrinia scabiosifolia, Scorzonera albicaulis, Synurus deltoides и др. Но все же флора Эрэн-Даба — южносибирская и прежде всего дауро-монгольская. Это наглядно проявляется и в спектре наиболее богатых видами семейств и родов (см. таблицу). Для сравнения использованы данные по Байкальской Сибири в целом, в том числе данные обо всей Даурии (Малышев, Пешкова, 1984).

Из таблицы видно, что в даурском и эрэн-дабинском спектрах многое совпадает. Лишь богатство полыней в Эрэн-Даба, видимо, присуще только прихинганской флоре, более пестрой на небольших территориях. Здесь больше бобовых, в основном астрагалов, что также является особенностью южных флор. Даурские черты в спектрах — разнообразие розоцветных и обеднение осоковых, но в целом, как видно, флора Эрэн-Даба хорошо отражает дауро-монгольские флоры.

Несомненно, что в будущем в центральной и северной частях Эрэн-Даба следовало бы разместить национальный (природный) парк, возможно, связав его с мемориалом Чингиз-хана. Богатство растительного и животного мира, замечательная живописность ущелья Онона, скальных гребней близ водоразделов, сосновых лесов, обилие грибов, ягод, пернатой дичи и промысловой рыбы — все это следует сохранять и рационально использовать на благо монгольского народа и государства. Надеемся, что этому же послужит и публикуемый флористический список.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука, 1982. 442 с. — *Грубов В. И., Губанов И. А., Дариймаа Ш.* Флористические находки в Монголии в 1989 г. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 6. С. 70—76. — *Губанов И. А., Камелин Р. В., Дариймаа Ш.* Новые дополнения к флоре Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 6. С. 88—98. — *Губанов И. А., Камелин Р. В., Дариймаа Ш.* Новые местонахождения редких растений Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 1. С. 114—128. — *Губанов И. А., Камелин Р. В., Буданцев А. Л.* и др. Новинки флоры Вос-

точной Монголии // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 255—267. — *Дариймаа Ш., Губанов И. А.* География полыней в Монгольской Народной Республике // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 3. С. 98—111. — *Камелин Р. В., Буданцев А. Л.* Обзор видов рода *Thymus* L. во флоре МНР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 3. С. 91—98. — *Камелин Р. В. , Губанов И. А., Дариймаа Ш.* и др. Новинки флоры Монгольской Даурии // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1483—1488. — *Малышев Л. И., Пешкова Г. А.* Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 265 с. — *Улзийхутаг Н., Губанов И. А.* Новые данные о бобовых Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 5. С. 110—122. — *Флора* Центральной Сибири / Под ред. Л. И. Малышева, Г. А. Пешковой. Новосибирск: Наука, 1979. Т. 1. С. 1—536; Т. 2. С. 537—1048.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук
Санкт-Петербург

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Институт ботаники АН МНР
Улан-Батор

Получено 18 VI 1991

SUMMARY

The list of vascular plants (about 800 species) collected by the authors in 1985—1990 on the Eren-Daba mountain range is presented. The brief analysis of the flora of the range has been carried out. The common character of the vegetation of the range is stated. More than one third of the species included in the list are presented for the Mongolian Dauriya (or its eastern part) for the first time.

СООБЩЕНИЯ

УДК 502.75 : 582.29 : 581.52(571.63)
© 1992

И. Ф. Скирина

РАСПРОСТРАНЕНИЕ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ ВИДОВ ЛИШАЙНИКОВ В ПРИМОРСКОМ КРАЕ

I. F. SKIRINA. DISTRIBUTION OF RARE AND DISAPPEARING LICHEN SPECIES IN THE PRIMORYE REGION

В Приморском крае произрастает 15 из 37 видов лишайников, занесенных в «красные книги» СССР и РСФСР. В статье даются новые и дополнительные сведения о распространении этих видов, анализируется их приуроченность к субстратам и растительным формациям.

В связи с резким увеличением антропогенного воздействия на природные ландшафты, проявляющимся в интенсивном развитии горнорудной и горноперерабатывающей промышленности, росте крупных промышленных агломераций, резком ухудшении состояния лесов Сихотэ-Алиня, вопросы охраны генофонда лишайников в Приморском крае чрезвычайно актуальны.

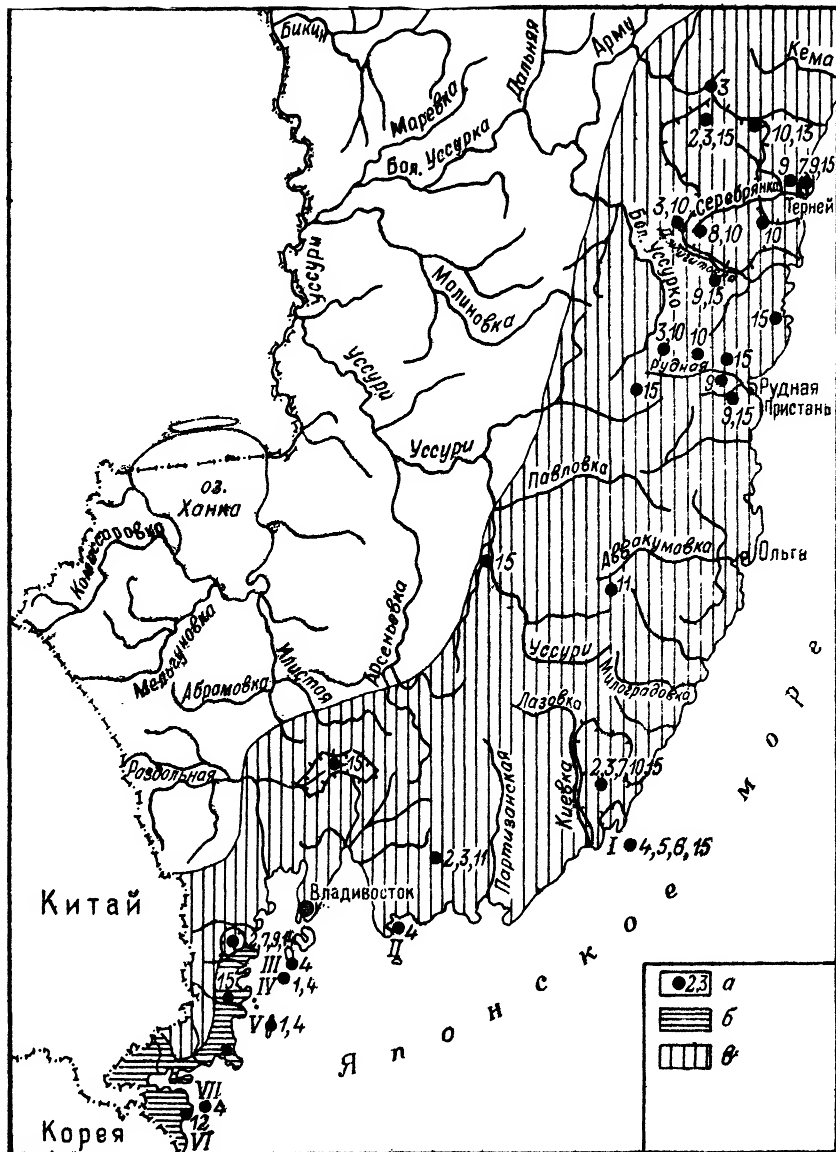
Сохранение лишайников в силу их экологических и биологических особенностей возможно только в естественных биогеоценозах, т. е. на охраняемых природных территориях.

В Приморском крае выделяют 4 основные группы охраняемых природных территорий (Долговременная..., 1990). Для сохранения генофонда лишайников наиболее оптимальна 1-я группа, в которую входят особо охраняемые природные территории — государственные заповедники, заказники, памятники природы и т. д.

История изучения флоры лишайников в Приморском крае сложилась так, что наиболее исследованными оказались восточные и частично западные склоны Сихотэ-Алиня, а также юг Приморья, где расположены территории (см. рисунок) заповедников: Сихотэ-Алиньского биосферного, Лазовского, Уссурийского, «Кедровая падь», Дальневосточного морского (ДГМЗ).

На основании анализа собственных данных и литературных источников нами приведены дополнительные сведения о распространении в Приморском крае лишайников, занесенных в «красные книги» СССР и РСФСР.

В красные книги в общей сложности включено 37 видов лишайников, нуждающихся в охране. Из них для Приморья приводится 13 видов. В «Красной книге РСФСР» (1988) нет сведений о распространении в исследуемом районе *Leptogium hildenbrandii* Nyl. и *Cetraria laureri* Krempelh. Наши исследования позволили включить эти 2 вида в список лишайников, подлежащих охране в Приморском крае. Остается спорным вопрос о произрастании на территории Приморского края *Lobaria amplissima* (Scop.) Forss. В «Красной книге СССР» (1984) этот вид приводится для заповедника «Кедровая падь», а в «Красной книге РСФСР» сведения по нему отсутствуют. На основании литературных источников (Княжева, 1973а, б; Флягина, 1982; Чабаненко, 1990) данный вид оставлен в списке лишайников, нуждающихся в охране. Однако для окончательного вывода о произрастании *Lobaria amplissima* в Приморье необходимы дальнейшие исследования. Таким образом, в Приморском крае произрастает 15 видов



Распространение лишайников в Приморском крае, подлежащих охране.

а — виды (*1—15*; см. в тексте) лишайников в данной точке; распространение видов: *б* — *1*, *4*; *в* — *1*, *4—6*. Римскими цифрами отмечены местонахождения лишайников на островах: *I* — Петрова; *II* — Путятина; *III* — Попова, Рейнеке; *IV* — Рикорда; *V* — Стенина, Большой Пелис, Де-Ливрона; *VI* — Вера; *VII* — Фуругельма.

лишайников, включенных в красные книги СССР (отмечены в списке одной звездочкой) и РСФСР (отмечены двумя звездочками) (см. рисунок).

1. [1] *Coccocarpia palmicola* (Spreng.) Arvids. et D. Galloway**, *

2. *C. erythroxyli* (Spreng.) Swinsc. et Krog **, *

3. *Hypogymnia hypotrypella* (Asah.) Rassad. **, *

4. *Menegazzia terebrata* (Hoffm.) Massal. *

5. *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. **, *

---

[1] Нумерация видов в списке соответствует нумерации видов на рисунке и в таблицах.

6. *L. retigera* (Bory) Trevis. **, *
7. *L. amplissima* (Scop.) Forss. **
8. *Asahinea scholanderi* (Llano) C. Culb. et W. Culb **, *
9. *Cetraria komarovii* Elenk **, *
10. *C. laureri* Krempelh. *
11. *Stereocaulon exusum* Nyl. *
12. *Teloschistes flavicans* (Sw.) Norm **, *
13. *Phytoconis viridis* (Ach.) Redh. et Kuyper **, *
14. *Umbilicaria esculenta* (Mioshi) Minks **, *
15. *Leptogium hildenbrandii* Nyl. *

Для дифференцированного подхода к мерам охраны в зависимости от состояния вида разработана шкала категорий статуса. Все приморские виды, подлежащие охране, относятся к двум категориям статуса. Статус 3R имеют 14 видов лишайников. Это редкие виды, ограниченно распространенные и высокоуязвимые. Статус 2V имеет один вид *Lobaria pulmonaria*. Численность этого вида велика, но сокращается катастрофически быстро.

На территории Приморского края находится 5 заповедников. Почти все виды, нуждающиеся в охране, произрастают на заповедных территориях, за исключением *Stereocaulon exutum* (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Распространение лишайников, подлежащих охране, в заповедниках Приморского края

Заповедники	Виды лишайников														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Сихотэ-Алиньский	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+		+
Лазовский	+	+	+	+	+	+	+			+					+
Уссурийский	+		+	+	+										+
«Кедровая падь»	+	+		+	+		+		+	+				+	
ДГМЗ	+			+								+			

Некоторые виды лишайников очень ограничены в своем распространении. Так, *Umbilicaria esculenta* произрастает в заповеднике «Кедровая падь» (Блюм, 1969), а *Teloschistes flavicans* — на о-ве Вера (ДГМЗ) (Скирина, 1990). Это их единственные местонахождения не только в Приморском крае, но и в СССР. Ранее *Teloschistes flavicans* был отмечен А. Н. Окснером в 1928 г. на п-ове Муравьева-Амурского, но в связи с освоением территории прежнее местообитание утрачено.

Самое широкое распространение имеют *Coccocarpia palmicola, Menegazzia terebrata, Lobaria pulmonaria* и *L. retigera.* Из них *Menegazzia terebrata* и *Coccocarpia palmicola* встречаются почти во всех растительных формациях (табл. 2) и почти на всех субстратах (табл. 3).

Эти виды имеют широкую экологическую амплитуду и из всех перечисленных лишайников наиболее устойчивы к антропогенному воздействию.

Отмечена некоторая приуроченность лишайников к растительным формациям. Так, *Lobaria pulmonaria* и *L. retigera* тяготеют к горным хвойно-широколиственным лесам, где произрастают на различных субстратах. В высокогорных хвойных лесах обитают *Hypogymnia hypotrypella* и *Cetraria laureri.* Только в лиственных лесах произрастают *Cetraria komarovii, Coccocarpia erythroxyli, Lobaria amplissima.* В горных тундрах растут *Stereocaulon exutum* и *Asahinea scholanderi*, а на болотах

ТАБЛИЦА 2

Распространение редких и исчезающих видов лишайников в Приморском крае по растительным формациям

Растительные формации	Виды лишайников														
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*
Горные тундры								+			+				
Заросли кедрового стланика	+		+	+	+	+				+					
Каменные березники				+						+					
Пихтово-еловые и елово-широколиственные леса	+		+	+	+	+				+					+
Черно-пихтово-широколиственные леса				+											
Елово-широколиственные леса	+			+	+										
Кедрово-широколиственные, кедровые, хвойно-широколиственные леса	+	+	+	+	+	+	+			+					+
Кедрово-еловый лес, тисовая роща				+	+	+									
Горные лиственничники	+			+	+					+					
Долинные лиственничники	+			+	+										
Долинные широколиственные, ясенево-ильмовые леса		+		+	+										+
Дубняки	+			+	+	+	+		+			+		+	+
Ольховники				+											
Белоберезники				+											
Чозенники				+											
Болота													+		

Phytoconis viridis. У остальных видов лишайников строгой приуроченности к растительным формациям не отмечено.

Наибольшее количество охраняемых лишайников наблюдается в дубняках (9 видов), в пихтово-еловых, кедровых и кедрово-широколиственных лесах, в зарослях кедрового стланика (5 видов). В остальных растительных формациях встречается от 1 до 4 видов лишайников.

Наиболее распространены охраняемые виды лишайников на осыпях, скалах и замшелых камнях в лесу — на них отмечено 11 видов; на валеже — 7; на дубе монгольском, липе амурской — по 6; на пихте белокорой, ели аянской, кедровом стланике — по 5 видов. На остальных субстратах отмечено менее 5 видов лишайников.

Из сказанного ранее следует, что почти все охраняемые лишайники произрастают в заповедниках, но они встречаются и на сопредельных территориях. Так, из 15 видов 9 обитает в дубовых лесах. Лихенофлора дубовых лесов — самая богатая из всех лихенофлор растительных сообществ в Приморском крае, но, в связи с тем что эти леса наиболее подвержены антропогенному воздействию, очень остро стоит вопрос о выделении для них дополнительных охраняемых территорий, так как дубовые леса в заповедники включены фрагментами, что не гарантирует сохранения редких и исчезающих видов лишайников.

Для более полного сохранения генофонда лишайников и в связи с интенсивным освоением территории Приморского края предлагается внести в красные книги СССР и РСФСР следующие редкие виды приморских лишайников, ограниченных в своем распространении в СССР югом Дальнего Востока: *Anzia opuntiella* Müll. Arg., *A. stenophylla* Asah., *A. colpodes* (Ach.) Stiz., *A. ornata* (Zahlbr.) Asah.

ТАБЛИЦА 3

Распределение редких и исчезающих видов лишайников в Приморском крае по субстратам

Субстрат	Виды лишайников														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Pinus pumila (Pall.) Regel	+		+	+	+	+				+					
P. koraiensis Siebold et Zucc.	+		+	+	+										
Picea ajanensis (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.	+	+		+	+	+				+					
Abies nephrolepis (Trautv.) Maxim.	+		+	+	+					+					
Taxus cuspidata Siebold et Zucc. ex Endl.				+											
Larix gmelinii (Rupr.) Rupr.	+		+	+	+										
Quercus dentata Thunb.				+											
Q. mongolica Fisch. ex Ledeb.	+			+	+	+	+								+
Tilia amurensis Rupr.	+			+	+		+		+						+
T. taquetii Schneid.				+	+										
Cerasus maximowiczii (Rupr.) Kom.									+						
Betula costata Trautv.				+	+					+					
B. lanata (Regel) V. Vassil.				+						+					
B. davurica Pall.				+	+										
B. mandshurica (Regel) Nakai				+	+					+					+
B. ovalifolia Rupr.				+	+										
Phellodendron amurense Rupr.				+	+										–
Padus asiatica Kom.				+					+						
Fraxinus mandshurica Rupr.				+	+		+								+
Acer mono Maxim.				+	+		+								+
A. tegmentosum Maxim.				+	+										
A. ucurunduense Trautv. et Mey.				+	+	+									
Sorbus amurensis Rupr.				+	+	+									
Ulmus japonica (Rehd.) Sarg.		+		+	+		+								
U. laciniata (Trautv.) Mayr															+
Salix caprea L.	+			+	+										+
S. schwerinii E. Wolf	+			+	+										+
Alnus hirsuta (Spach) Tucz. ex Rupr.				+	+										+
A. japonica (Thunb.) Steud.				+											
Syringa amurensis Rupr.				+	+										
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts.				+											+
Populus davidiana Dode				+											+
Rhododendron fauriei Franch.				+						+					
Rh. sichotense Pojark.				+											
Rh. parvifolium Adam				+											
Rh. dauricum L.				+											
Euonymus pauciflora Maxim.				+											
Philadelphus tenuifolius Rupr. et Maxim.				+											+
Artemisia gmelinii Web. ex Stechm.				+											
Валеж	+		+	+	+	+				+					+

Субстрат	Виды лишайников														
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*
Обработанная древесина	+			+											
Сухостой				+											
Почва	+			+		+									
Торф, мох	+			+									+		
Осыпи, скалы, замшелые камни	+			+	+	+	+	+	+		+	+		+	+

Примечание. Латинские названия сосудистых растений приведены по работе С. К. Черепанова (1981).

На территории произрастания *Stereocaulon exutum* (горы Криничная и Облачная) необходимо создать памятник природы, что поможет сохранить этот интересный лишайник.

Далее мы приводим новые сведения о распространении 11 видов лишайников, подлежащих охране в Приморском крае. Для 4 видов (*Phytoconis viridis, Stereocaulon exutum, Umbilicaria esculenta, Asahinea scholanderi*) нет дополнительных сведений, поэтому они в этом перечне не приведены. После сведений о распространении вида в скобках дается литературный источник. Без ссылки на источник приводятся неопубликованные данные автора.

Coccocarpia palmicola

В красных книгах СССР и РСФСР приводится для юга Приморского края. Исследования лихенологов последних лет значительно дополнили сведения о распространении данного вида в Приморье. *C. palmicola* широко распространен на восточных и западных склонах Сихотэ-Алиня: гора Лысая, хр. Дальний, заросли кедрового стланика, на стволе кедрового стланика; ключ Кривой, горный лиственничник; р. Пещерная, долинный лиственничник; на стволах лиственницы Гмелина, кедра корейского, ели аянской, пихты белокорой, на осыпях; ключ Солонцовый, перевал Малиновый, кедровник, хвойно-широколиственный лес; на стволах дуба монгольского, на обработанной древесине; урочища Абрек, Голубичное, Благодатное, долины рек Скрытная, Джигитовка, Рудная, ключ 4-й, гора Рассыпная, окр. пос. Терней, дубняки: на стволах дуба монгольского, ив козьей, Шверина, на валеже, камнях, осыпях и скалах (Скирина, Княжева, 1985а, 1986; Скирина, 1987).

В южном Приморье — в Уссурийском заповеднике: водораздел рек Суворовка и Корявая падь, северный склон; р. Аникина падь, верховья ключа Солонцовый, гора Змеиная; кедрово-широколиственный, елово-широколиственный леса; на основании липы амурской, на скалах и камнях (Княжева, 1973а, б, 1974, 1978).

В заповеднике «Кедровая падь»: гора Угловая, на камнях и скалах (Гурулева, Княжева, 1972).

В Хасанском р-не: долина р. Рязановки, водораздел рек Брусья и Селиверстка, бухты Бойсмана, Троицы, мыс Стенина, дубняки: на стволах дуба монгольского, липы амурской, на скалах и почве.

В ДГМЗ: о-ва Большой Пелис, Рикорда, мыс Фальшивый, дубняки: на замшелых камнях и среди мха (Скирина, 1990).

Отмечен этот вид и в Лазовском заповеднике (Чабаненко, 1990).

Coccocarpia erythroxyli

Ранее приводился только для заповедника «Кедровая падь» (Гурулева, Княжева, 1972). В работах последних лет приводятся новые сведения о произрастании

C. erythroxyli в Приморском крае — на западных склонах Сихотэ-Алиня: р. Пещерная, долина реки, на стволах ильма долинного (Скирина, 1987); для Лазовского заповедника (Чабаненко, 1990). Найден этот вид и на горе Ливадийской; ключ Лукьяновский, хвойно-широколиственный лес, на стволе ели аянской.

Hypohymnia hypotrypella

Дополнительные сведения о распространении данного вида в Приморском крае приводятся на основе неопубликованных материалов автора и литературных источников.

Вид произрастает на восточных и западных склонах Сихотэ-Алиня: гора Лысая, хр. Сихотэ-Алинь, заросли кедрового стланика, на стволах кедрового стланика; гора Эльдорадо, 71-й км дороги через хр. Дальний, окр. горы Птичьей, ключ Огненный, пихтово-еловый лес: на стволах пихты белокорой, кедра корейского, лиственницы Гмелина, березы ребристой, на валеже (Колесников, 1969; Княжева, Скирина, 1982; Скирина, Княжева, 1985а, б, 1986; Скирина, 1987).

В южных районах Приморья: горы Воробей, Криничная; хвойно-широколиственный лес: на хвойных и лиственных деревьях (Княжева, 1973а, б, 1974).

Произрастает *H. hypotrypella* и в Лазовском заповеднике (Чабаненко, 1990).

Menegazzia terebrata

Вид широко распространен в Приморском крае. Произрастает повсеместно. Встречается почти во всех растительных формациях, за исключением болот и горных тундр, и почти на всех субстратах. Имеются многочисленные неопубликованные данные автора, а также литературные сведения о распространении этого вида (Колесников, 1938, 1969; Гурулева, Княжева, 1972; Княжева, 1973а, б, 1974, 1978, 1984; Баденкова и др., 1978, 1981; Княжева, Скирина, 1979, 1982; Княжева, Ефимова, 1980; Пчелкин, 1981; Флягина, 1982; Инсаров, Пчелкин, 1983, 1984; Чабаненко, 1984, 1986, 1990; Скирина, Княжева, 1983, 1985б, 1986; Скирина 1985, 1987; Кудрявцева, Скирина, 1988; Скирина, Качур, 1988).

Lobaria pulmonaria

Широко распространен в Приморье. Произрастает на восточных и западных склонах Сихотэ-Алиня (Колесников, 1938, 1969; Княжева, Скирина, 1979, 1982; Скирина, Княжева, 1985а, 1986; Скирина, 1985, 1987).

Имеются сведения о его распространении на территории Верхнеуссурийского стационара в Чугуевском р-не (Княжева, Ефимова, 1980; Княжева, 1984). Отмечен в Уссурийском (Княжева, 1978), Лазовском заповедниках (Чабаненко, 1988, 1990), заповеднике «Кедровая падь» (Гурулева, Княжева, 1972), на о-ве Петрова (Чабаненко, 1984). В работах Л. А. Княжевой (1973б) этот вид приводится для юга Приморья. *L. pulmonaria* встречается во многих растительных формациях и на различных субстратах.

Lobaria retigera

Имеет широкое распространение в северном и южном Приморье, как на западных, так и на восточных склонах Сихотэ-Алиня: гора Лысая, хр. Сихотэ-Алинь, гора Эльдорадо, заросли кедрового стланика, на стволах кедрового стланика; окр. горы Птичьей, ключ Усть-Проходной, р. Серокаменка, гора Медвежья, пихтово-еловый лес: на стволах ели аянской, на комле рябины амурской,

на валеже и осыпях; ключ Солонцовый, перевал Малиновый, кедровник, кедрово-широколиственный, хвойно-широколиственный леса, на валеже, замшелых камнях и почве; урочища Абрек, Голубичное, горы Колонча, Перлитовая, перевал Горбуша, долина р. Рудной, 4-й ключ, окр. пос. Терней, дубняки: на стволах дуба монгольского, клена желтого, на замшелых камнях и скалах (Скирина, Княжева, 1985а, 1986; Скирина, 1987).

Произрастает *L. retigera* и на территории Лазовского заповедника, и на о-ве Петрова в хвойно-широколиственном лесу, на камнях и корневых лапах (Чабаненко, 1984, 1988, 1990).

Для южных районов Приморья имеются сведения об этом виде в работах Княжевой (1973а, б).

В Хасанском р-не отмечен на реках Гладкая, Барабашевка, водоразделе рек Брусья и Селиверстка, в дубняках: на стволах дуба монгольского и на скалах.

Lobaria amplissima

Помимо имеющейся в «Красной книге СССР» информации о распространении *L. amplissima* в заповеднике «Кедровая падь» есть и другие сведения о нахождении данного вида в Приморье. И. А. Флягина (1982) отмечает его в кедровых лесах Сихотэ-Алиньского заповедника, С. И. Чабаненко (1988, 1990) — в Лазовском заповеднике, а Княжева (1973а, б) — в Хасанском р-не.

Cetraria komarovii

В красных книгах СССР и РСФСР для Приморского края этот вид приводится только для заповедника «Кедровая падь», где он произрастает на стволах лиственных деревьев: вишни Максимовича, черемухи азиатской, липы амурской, а также на почве. Сведения о распространении этого вида в южном Приморье имеются в работах Княжевой (1973а, б). Граница ареала *C. komarovii* в Приморском крае проходит значительно севернее. Автором он найден на восточных склонах Сихотэ-Алиня: окр. пос. Терней, урочище Абрек, долины рек Джигитовка, Рудная, верховье 27-го ключа, гора Прямая, в дубовом лесу, на камнях и осыпях.

Cetraria laureri

В красных книгах СССР и РСФСР для Приморского края этот вид не приводится. Литературные источники (Скирина, Княжева, 1985а, 1986; Скирина, 1987) свидетельствуют о распространении *C. laureri* на восточных и западных склонах Сихотэ-Алиня: гора Лысая, хр. Сихотэ-Алинь, гора Эльдорадо, заросли кедрового стланика, на стволах кедрового стланика; гора Лысая, хр. Сихотэ-Алинь, гора Эльдорадо, Иманский перевал, пихтово-еловый лес: на стволах и ветвях ели аянской, пихты белокорой, березы ребристой, рододендрона даурского, на валеже; хр. Дальний, кедрово-еловый лес, на рододендроне Фори; ключ Кривой, горный лиственничник, на стволе березы маньчжурской; гора Лысая, хр. Дальний, ключ Средний, каменно-березник, на стволах березы каменной.

Отмечен этот вид и в Лазовском заповеднике (Чабаненко, 1990).

Teloschistes flavicans

Впервые был отмечен Окснером (1928) на п-ове Муравьева-Амурского, в 25 км северо-западнее г. Владивостока, на коре старого дуба. В связи с освоением территории и антропогенным влиянием прежнее местообитание утрачено. В 1987 г. найдено новое и пока единственное в СССР местообитание *T. flavicans* —

на о-ве Вера (ДГМЗ) в заливе Петра Великого, на выступе скалы среди кустиков *Ramalina*; обнаружены единичные экземпляры (Скирина, 1990).

Leptogium hildenbrandii

Данные о распространении этого вида в Приморском крае в «Красной книге РСФСР» отсутствуют. Согласно литературным источникам и неопубликованным данным автора, этот вид произрастает в северных районах края, на западных и восточных склонах Сихотэ-Алиня: р. Серокаменка, пихтово-еловый лес, на валеже; верховья рек Кривая, Серокаменка, перевал Китовое ребро, кедрово-широколиственный, хвойно-широколиственный леса: на стволах дуба монгольского, липы амурской, клена мелколистного, чозении, осины Давида, чубушника тонколистного; урочища Абрек, долины рек Джигитовка, Рудная, 4-й ключ, горы Прямая, Рассыпная, дубняки: на стволах дуба монгольского, клена мелколистного, ивы Шверина, ольхи пушистой, чозении, на валеже (Скирина, Княжева, 1985а; Скирина, 1987).

Произрастает *L. hildenbrandii* и в Чугуевском р-не: бассейны рек Берцовая, Правая Соколовка, кедровник, кедрово-широколиственный лес: на стволах ильма горного, клена мелколистного; долина р. Правая Соколовка, ясенево-ильмовый лес: на стволе ясеня маньчжурского (Княжева, Ефимова, 1980; Княжева, 1984).

В Уссурийском заповеднике: долины рек Комаровка, Кривая, падь Комаровская, ключ Турова падь; кедрово-широколиственный лес: на стволах ясеня маньчжурского, клена мелколистного, на валеже и замшелых камнях (Княжева, 1978).

Отмечен и в Лазовском заповеднике (Чабаненко, 1990).

Для южного Приморья приводится в работах Княжевой (1971, 1973а, б, 1974).

Южная граница ареала проходит в Хасанском р-не: долина р. Рязановка, бухта Витязь, дубняк: на стволах березы маньчжурской, ясеня маньчжурского. На о-ве Фуругельма в заливе Петра Великого был отмечен в 1975 г. на стволе липы амурской. После прошедших пожаров в 1987 г. не найден.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баденкова С. В., Княжева Л. А., Качур А. Н., Кононова И. Ф., Седова В. М. Лишайники как индикаторы загрязнения атмосферы вблизи металлургического завода (Южное Приморье) // Лихеноиндикация состояния окружающей среды. Матер. Всесоюз. конф. Таллин, 1978. С. 125—128. — *Баденкова С. В., Княжева Л. А., Кононова И. Ф.* Опыт лихеноиндикации загрязнения ландшафтов восточных склонов Среднего Сихотэ-Алиня // Сихотэ-Алиньский биосферный район. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 128—135. — *Блюм О. Б. Umbilicaria esculenta* (Mioshi) Minks — новый для СРСР лишайник з Далекого Сходу // Укр. бот. журн. 1969. Т. 2. № 2. С. 79—82. — *Гурулева Н. И., Княжева Л. А.* Лишайники заповедника «Кедровая падь» // Тр. Биол.-почв. ин-та. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1972. Т. 8. (111). С. 168—171. — *Долговременная* программа охраны природы и рационального использования природных ресурсов Приморского края до 2005 г. (Экологическая программа). Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. 75 с. — *Инсаров Г. Э., Пчелкин А. В.* Количественные характеристики состояния эпифитной лихенофлоры биосферных заповедников. Сихотэ-Алиньский заповедник. Обнинск: ВНИИГМИ-МЦД, 1983. Вып. 1. 61 с. — *Инсаров Г. Э., Пчелкин А. В.* Количественные характеристики состояния эпифитной лихенофлоры биосферных заповедников. Сихотэ-Алиньский заповедник. Обнинск: ВНИИГМИ-МЦД, 1984. Вып. 2. 69 с. — *Княжева Л. А.* Изучение стволовых синузий лишайников в лесах Приморского края // Матер. VI Симп. микологов и лихенологов Прибалтийских республик. Рига, 1971. С. 13—17. — *Княжева Л. А.* Лишайники юга Приморского края // Комаровские чтения. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1973а. Вып. 20. С. 34—45. — *Княжева Л. А.* Лишайники юга Приморского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1973б. 21 с. — *Княжева Л. А.* Стволовые лихеносинузии в темнохвойных лесах на юге Приморского края // Споровые растения Советского Дальнего

Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1974. Т. 22. (125). С. 132—137. — *Князева Л. А.* Лишайники // Флора и растительность Уссурийского заповедника. М.: Наука, 1978. С. 115—126. — *Князева Л. А.* Лишайники // Флора Верхнеуссурийского стационара. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 65—74. — *Князева Л. А., Ефимова В. М.* Закономерности распределения лишайников в лесах Верхнеуссурийского стационара // Комплексные исследования лесных биогеоценозов. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 26—33. — *Князева Л. А., Скирина И. Ф.* Лихенологические исследования Среднего Сихотэ-Алиня // Тез. докл. XIV Тихоокеанск. науч. конгр. М., 1979. С. 29—30. — *Князева Л. А., Скирина И. Ф.* Лишайники // Растительный и животный мир Сихотэ-Алиньского заповедника. М.: Наука, 1982. С. 44—47. — *Колесников Б. П.* Растительность восточных склонов Среднего Сихотэ-Алиня // Тр. Сихотэ-Алиньского заповедника. М., 1938. Вып. 1. С. 25—207. — *Колесников Б. П.* Высокогорная растительность Среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1969. 106 с. — *Красная* книга СССР. М.: Лесная пром-ть, 1984. Т. 2. С. 425—446. — *Красная* книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. С. 510—538. — *Кудрявцева Е. П., Скирина И. Ф.* О влиянии пирогенного фактора на флору эпифитных лишайников дубовых лесов Сихотэ-Алиньского биосферного района // География и природные ресурсы. 1988. № 2. С. 176—178. — *Окснер А. Н.* Нові для СРСР та рідкі види обрісників // Укр. бот. журн. 1928. Т. 4. № 1. С. 51—56. — *Пчелкин А. В.* Лишайники — эпифиты некоторых лесообразующих пород Сихотэ-Алиньского заповедника // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. М.: Гидрометеоиздат, 1981. Т. 4. С. 86—93. — *Скирина И. Ф.* Лихенофлора пихтово-еловых лесов с тисом на восточных склонах Среднего Сихотэ-Алиня // Сихотэ-Алиньский биосферный район. Экологические исследования. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 21—27. — *Скирина И. Ф.* Лишайники западных склонов Среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. 24 с. — *Скирина И. Ф.* Охрана лишайников, занесенных в Красную книгу СССР, на островах залива Петра Великого // Экологические проблемы охраны живой природы. Тез. докл. Всесоюз. конф. М., 1990. С. 149—150. — *Скирина И. Ф., Князева Л. А.* Лихенофлора пихтово-еловых лесов восточных склонов Среднего Сихотэ-Алиня // Бриолихенологические исследования в СССР. Апатиты: Изд-во Кольск. филиала АН СССР, 1986. С. 111—112. — *Скирина И. Ф., Князева Л. А.* Лишайники восточных склонов Среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985а. 41 с. — *Скирина И. Ф., Князева Л. А.* Лишайники на рододендроне Фори в лесах Среднего Сихотэ-Алиня // Сихотэ-Алиньский биосферный район: Фоновое состояние природных компонентов. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1985б. С. 40—44. — *Скирина И. Ф., Качур А. Н.* Использование лихеноиндикации как метода оценки состояния приземного воздуха в условиях юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. 31 с. — *Флягина И. А.* Лесовозобновление в кедровых лесах на восточных склонах Сихотэ-Алиня. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 38—150. — *Чабаненко С. И.* Лихенофлора острова Петрова // Исследование природного комплекса Лазовского государственного заповедника. М.: ВНИИ охраны природы, 1984. С. 5—13. — *Чабаненко С. И.* К лихенофлоре о. Путятина // Флора и систематика споровых растений Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 151—155. — *Чабаненко С. И.* Виды рода *Lobaria,* охраняемые в Лазовском заповеднике. Тез. докл. XI Симп. микологов и лихенологов Прибалтийских республик и Белоруссии. Таллин, 1988. С. 183—185. — *Чабаненко С. И.* Лишайники Лазовского государственного заповедника и прилегающих территорий: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. 22 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.

Тихоокеанский институт географии ДВО Российской академии наук
Владивосток

Получено 11 VII 1991

УДК 581.331.2 : 582.675.1 © Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 4

И. М. Васильева, Е. Л. Храмова

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН РОДА *AQUILEGIA* (*RANUNCULACEAE*) ФЛОРЫ СССР В СВЯЗИ С ЕГО СИСТЕМАТИКОЙ

I. M. VASILJEVA, E. L. KHRAMOVA. POLLEN GRAIN MORPHOLOGY IN THE GENUS *AQUILEGIA* (*RANUNCULACEAE*) OF THE USSR FLORA IN CONNECTION WITH ITS SYSTEMATICS

При помощи светового и сканирующего электронного микроскопов были исследованы пыльцевые зерна 25 видов рода *Aquilegia* флоры СССР и 2 видов — *A. ecalcarata* и *A. skinneri*, произрастающих за пределами нашей территории, а также одного из видов близкородственного рода *Paraquilegia*. Исследование было предпринято с целью установления внутриродовых таксонов и в связи с недостаточной изученностью палиноморфологии рода в целом. В результате составлено общее описание пыльцы рода и выделено 7 палиногрупп.

В роде *Aquilegia* L. насчитывается около 70 видов, занимающих обширную территорию в основном умеренных зон северного полушария. Во флоре СССР представлено 28 видов этого рода, произрастающих в горных районах Средней Азии, Средней и Южной Сибири, а также на Дальнем Востоке, Кавказе и в Карпатах.

Aquilegia — насекомоопыляемое многолетнее травянистое розеточное растение с прикорневыми и стеблевыми листьями, чаще с довольно крупными цветками разнообразной окраски, со шпорцами различных длины и формы.

Несмотря на достаточно хорошую изученность рода в целом, до сих пор не существует общепризнанного деления на внутриродовые таксоны. Если сначала для решения данного вопроса использовались лишь географические критерии (Morren, 1854; Zimmeter, 1875), то в дальнейшем были привлечены и морфологические признаки, такие как форма, окраска, размеры и опушение цветка и плодов (Baker, 1882; Brühl, 1892; Rapaicz, 1909; Payson, 1918; Boothman, 1934). А. А. Булавкина (1937) при обработке рода *Aquilegia* для «Флоры СССР» сделала попытку разделить его на несколько рядов в соответствии с родственными связями и географическим распространением видов. R. Scharfetter (1953) также разделял этот род на 3 группы, указывая при этом на то, что их нельзя рассматривать в качестве секций, так как виды состоят друг с другом в очень тесном родстве. Такие же выводы делали и авторы работ по цитогенетике (Anderson, Schafer, 1931; Skalińska, 1940, 1964). Ими было установлено, что все виды рода *Aquilegia* в опытных условиях легко гибридизируют между собой, давая плодовитое потомство. В природе же гибридизация крайне редка из-за экологических и механических барьеров (Grant, 1952, 1976).

Таким образом, род *Aquilegia* рассматривался как молодое образование, составляющее один coenospecies, включающий в себя лишь немногие ecospecies (Clausen et al., 1945).

В последнее время было сделано несколько попыток выделить внутри рода *Aquilegia* отдельные секции (Камелин, 1973; Фризен, 1989), однако система рода в целом до сих пор отсутствует.

Палиноморфологическое исследование видов данного рода было предпринято нами с целью определения внутриродовых подразделений, а также в связи с недостаточной изученностью морфологии пыльцы *Aquilegia* в отличие от многих других родов сем. *Ranunculaceae*. Лишь в некоторых работах имеются описания пыльцы отдельных видов этого рода (Wodehouse, 1936; Kumazava, 1937; Ting, 1949; Tarnavschi, Mitroiu, 1962; Larson, 1964; Tamura, 1965; Пермяков, 1968; Mitroiu, 1970; Мячина и др., 1971; Shimakura, 1973; Hesse, 1978; Nakamura, 1980; Петров, Борисова-Иванова, 1980; Савицкий, 1982), причем исследования пыльцевых зерен в этих работах (за исключением работ D. Larson, M. Hesse и

В. Д. Савицкого) проводились с помощью светового микроскопа (СМ). Исследование пыльцы при помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) позволяет детально изучить поверхностную структуру и получить новые данные для обоснования внутриродового деления и установления связей между отдельными видами.

Материал и методика

Были изучены пыльцевые зерна 27 видов из рода *Aquilegia* и одного вида из рода *Paraquilegia*.

Пыльцевой материал был отобран с гербарных образцов Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), Гербария Сибирского отделения АН СССР им. М. Г. Попова при Центральном сибирском ботаническом саде СО АН СССР (NS), а также с образцов, собранных нами в экспедиционных условиях.

Для исследования с помощью СМ пыльца обрабатывалась ацетолизным методом Эрдтмана (Erdtman, 1952). Для микрофотографирования на СЭМ JSM-35 сухую или размоченную в воде, не подвергшуюся ацетолизной обработке пыльцу наносили на столик, на двустороннюю липкую ленту, затем напыляли в вакууме золотом.

Основные морфологические характеристики изученных таксонов приведены в таблице.

Результаты исследования и их обсуждение

Род *Aquilegia* L.

Пыльцевые зерна 3-бороздные, сфероидальные или эллипсоидальные; в полярном очертании округлые или округло-треугольные, в экваториальном — эллиптические. Полярная ось 20.6—32.0 мкм, экваториальный диаметр 14.8—22.9 мкм. Борозды длинные, щелевидные, с извилистыми краями, суженные к концам; концы борозды заостренные или (реже) слегка округлые. Мембрана борозды бугорчато-шипиковатая, бугорки небольшого размера, часто срастаются основаниями по нескольку штук, образуя конгломераты, на которых располагаются такие же шипики, как на межапертурных участках. Экзина на мезакольпиуме 1.0—2.6 мкм; на апокольпиуме она резко утолщается, образуя полярное возвышение округлой или треугольной формы.

Скульптура шипиковатая; шипики конусовидные, невысокие, с притупленной или заостренной верхушкой и расширенным основанием, более или менее равномерно расположенные по поверхности зерна; плотность их расположения неодинакова у разных видов (см. таблицу). На поверхности экзины между шипиками наблюдаются перфорации округлой формы, размеры и число которых варьируют у разных видов.

Ультраструктура оболочки пыльцевых зерен рода *Aquilegia* была исследована в работах Larson (1964) и Hesse (1978). У *A. canadensis* (Larson, 1964) экзина отчетливо двуслойная. Эктэкзина состоит из трех компонентов — толстого тектума, более тонкого колумеллятного инфратектума и тонкого подстилающего слоя. Инфратектум составлен сравнительно тонкими и короткими колумеллами. Эндэкзина ламеллятная, ламеллы не сплошные, а в виде отдельных пластин, иногда сочленяющихся друг с другом по краям. Такое строение эндэкзины характерно как для необработанных, так и для ацетолизированных пыльцевых зерен большинства представителей сем. *Ranunculaceae*. У *A. vulgaris* (Hesse, 1978) структура оболочки пыльцы аналогичная. Автор отмечает также наличие редких и узких перфораций в тектуме, мелкошипиковатую скульптуру поверх-

Морфологические особенности пыльцевых зерен рода *Aquilegia*

Вид	Форма	Размер пыльцевых зерен, мкм	Толщина экзины, мкм	Данные СЭМ	Число шипиков на 50 мкм^2	Исследованные образцы
			I. Группа Vulgares			
1. *A. nigricans* Baumg.	Сф. Эл.	20.2—23.1 19.6—24.9×14.8—18.5	1.0—1.5	Шипики с притупленной верхушкой, редко расположенные по поверхности.	42—46	Черновицкая обл., Путильский р-н, хр. Черный Дол, 1966, Чопик
2. *A. oxysepala* Trautv. et Mey.	Сф. Эл.	22.3—24.6 21.0—23.7×16.0—17.2	1.5—2.4	Перфорации мелкие, округлые, редкие.	28—30	Окр. Владивостока, р. Лянчихе, 1948, Попов
3. *A. sibirica* Lam.	Сф. Эл.	19.0—23.6 23.2—25.6×16.5—17.8	1.2—1.8	Утолщение на апокольпиуме слабо выражено, имеет округло-треугольную форму.	38—42	Красноярский кр., Зап. Саян, Куртушибинский хр., р. Ус, 1989, Васильева
4. *A. vulgaris* L.	Сф. Эл.	21.1—25.6 23.2—28.0×18.0—20.4	1.0—1.8		25—30	Ленинградская обл., Гатчинский р-н, Елизаветино, 1989, Васильева
			II. Группа Olympicae			
5. *A. atrovinosa* M. Pop. ex Gamajun	Сф.	19.0—21.6	1.2—1.7	Шипики со слегка сглаженной верхушкой, довольно часто расположенные по поверхности.	55—60	Казахстан, окр. Алма-Ата, Бутаковское ущ., 1986, Михайлова
6. *A. colchica* Kem.-Nath.	Сф.	17.1—22.5	1.3—1.8	Перфорации слабо выражены, очень мелкие. Утолщение на апокольпиуме отчетливо выражено, имеет треугольную форму.	46—48	Грузия, р-н Кутаиси, Шорапани, ущ. р. Квирила, 1990, Васильева
7. *A. gegica* Jabr.-Kolak.	Сф.	18.5—21.7	1.2—2.0		38—42	Абхазия, ущ. р. Геги, Гегский водопад, 1990, Васильева
8. *A. karelinii* (Baker) O. et B. Fedtsch	Сф.	20.9—28.6	1.1—1.6		50—62	Иссык-Кульская обл., Пионский р-н, Терскей, Ала-Тоо, 1983, Айдарова
9. *A. olympica* Boiss.	Сф.	20.2—23.8	1.7—2.6		60—65	Абхазия, р. Аичхо, 1980, Серов

III. Группа Glandulosae						
10. *A. glandulosa* Fisch. ex Link.	Сф. Эл.	21.5—24.7 25.6—26.5×17.5—18.0	1.2—1.5	Шипики с заостренной верхушкой, редко расположенные по поверхности. Перфорации мелкие, округлые, редко расположенные по поверхности. Утолщение на апокольпиуме отчетливо выражено, имеет округлую форму.	36—38	Красноярский кр., Зап. Саян, Ойский хр., р. Ус, 1989, Васильева
11. *A. transsilvanica* Schur.	Сф. Эл.	18.4—22.5 22.7—24.8×15.0—18.9	1.1—1.7		28—30	Закарпатская об., Раховский р-н, Свидовецкий хр., 1988, Васильева
IV. Группа Flabellatae						
12. *A. amurensis* Kom.	Сф. Эл.	21.7—24.0 21.8—22.2×16.5—17.3	1.1—2.2	Шипики со слегка сглаженной верхушкой, не очень часто расположенные по поверхности. Перфорации очень мелкие, практически незаметные. Утолщение на апокольпиуме отчетливо выражено, имеет округлую форму.	48—54	Амурская обл., хр. Тукурингра, 1914, Прохоров, Кузенева
13. *A. borodinii* Schischk.	Сф. Эл.	21.0—25.5 21.0—28.3×16.9—22.9	1.5—2.1		42—50	Вост. Алтай, хр. Куркуре, приток р. Чульчи, 1976, Марина, Галанин, Золотухин
14. *A. flabellata* Sieb. et Zucc.	Сф.	21.0—22.5	1.2—1.9		44—48	О-в Сахалин, Александровский р-н, гора Скучная, 1968, Егорова, Шарамова
15. *A. leptoceras* Fisch. et Mey.	Сф.	20.5—23.1	1.4—1.6		46—50	Читинская обл., Кыринский р-н, Малое Сохондо, р. Лев. Берея, 1972, Зыковы
V. Группа Viridiflorae						
16. *A. atropurpurea* Willd.	Сф. Эл.	25.9—27.5 26.8—31.1×16.6—19.7	1.3—2.3	Шипики с притупленной верхушкой, редко расположенные по поверхности. Перфорации частые, различной величины, некоторые достаточно крупные (0.3—0.4 мкм). Утолщение на апокольпиуме отчетливо выражено, имеет треугольную форму.	26—34	Забайкалье, р. Аргунь, 1964, Бардунов
17. *A. buriatica* Peschkova	Сф. Эл.	19.8—22.6 21.8—22.4×16.8—18.9	1.8—2.2		32—36	Тувинская АССР, хр. Танну-Ола, дол. р. Нарын, окр. Сумона, 1946, Соболевская
18. *A. viridiflora* Pall.	Сф. Эл.	25.7—31.1 31.8—32.1×18.0—20.2	1.2—1.8		34—38	Р. Чикой, 1829, Турчанинов

Продолжение таблицы

Вид	Форма	Размер пыльцевых зерен, мкм	Толщина экзины, мкм	Данные СЭМ	Число шипиков на 50 мкм^2	Исследованные образцы
			VI. Группа Lactiflorae			
19. *A. coelestis* Fed.	Сф. Эл.	19.9—23.9 20.6—22.5×19.8—21.0	1.9—2.3	Шипики с заостренной верхушкой, очень часто расположенные по поверхности, что создает впечатление гребневидности.	70—76	Сел. Арсланбоб, гора Баубашата, 1964, Бочанцев
20. *A. karatavica* Mikesch.	Сф. Эл.	19.8—27.6 25.1—27.2×20.9—21.1	1.2—2.3	Перфорации частые, различной величины, некоторые достаточно крупные.	50—54	Южн. Казахстан, Сырдарьинский Каратау, 1973, Камелин
21. *A. lactiflora* Kar. et Kir.	Сф.	19.1—23.9	1.0—2.2	Утолщение на апокольпиуме четко выражено, имеет округло-треугольную, а иногда языковидную форму.	50—53	Зап. Тянь-Шань, Чаткальский хр., ущ. Сары-Чилек, 1955, Маценко
22. *A. microphylla* (Korsh.) Ikonn.	Сф.	22.5—25.9	1.3—1.7		64—72	Рошан, Таш-Курган, 1897, Коржинский
23. *A. vicaria* Nevski	Сф. Эл.	20.4—22.6 21.9—24.7×19.2—20.5	1.1—1.7		65—68	Бассейн р. Чаткала, Акбулак, 1973, Камелин
24. *A. vitalii* Gamajun	Сф.	20.5—24.0	1.2—1.4		66—72	Джунгарский Алатау, р. Чимбулак, 1955, Ралдугин
			VII. Группа Ecalcaratae			
25. *A. parviflora* Ledeb.	Сф.	18.5—23.7	1.0—1.7	Шипики с заостренной верхушкой, часто расположенные по поверхности, что создает впечатление гребневидности.	62—68	Иркутская губ., Киренский у., р. Нюя, 1914, Мигуцкий
26. *A. ecalcarata* Maxim.	Сф.	20.8—24.8	1.3—1.8	Перфорации практически отсутствуют. Утолщение на апокольпиуме слабо выражено, имеет округлую форму.	66—70	Сы-Чуань, гора Да Цзянь Лу, дер. Чокунгу, 1893, Потанин
27. *A. skinneri* Hook	Сф.	21.5—25.5	1.5—2.1	Поверхность зернисто-шипиковатая; шипики с заостренной верхушкой, редко расположенные по поверхности.	30—34	Mexico, Durango, 1979, Wagner, Solomon

28. *Paraquilegia anemonoides* (Willd.) Ulbr.	Сф. Эл.	19.8—23.0 25.9—32.3×15.5—17.6	1.6—1.9	Перфорации практически отсутствуют. Утолщение на апокольпиуме отчетливо выражено, имеет треугольную форму. Поверхность гребневидно-шипиковатая; шипики с притупленной верхушкой. Перфорации частые, различные по размеру. Утолщение на апокольпиуме имеет треугольную форму.	54—58	Киргизия, Ферганский хр., р. Яссы, 1965, Прянишников

ности пыльцевого зерна, присутствие электронно-плотного полленкитта между колумеллами.

На основании анализа скола оболочки зерна мы пришли к выводу, что у исследованной нами пыльцы *A. colchica* строение экзины почти не отличается от такового у видов, описанных другими авторами. У *A. colchica* также отмечены толстый, почти без перфораций мелкошипиковатый покров, тонкий подстилающий слой и колумеллятный инфратектум, однако со столбиками (высота которых почти равна ширине), более короткими, чем у *A. canadensis* и *A. vulgaris*. Эндэкзина не всегда отчетливо заметна по всей длине скола и выявляется местами в виде отслоившейся от подстилающего слоя пластины (табл. I, *1*).

В результате проведенного палиноморфологического изучения видов рода *Aquilegia* было выявлено, что все они относятся к 3-бороздному типу пыльцы. Внутри рода нам удалось выделить 7 палиногрупп: Vulgares, Olympicae, Glandulosae, Flabellatae, Viridiflorae, Lactiflorae, Ecalcaratae (табл. I, *2—9*; II, *1—6*). В основу их выделения были положены следующие морфологические признаки: форма и размер зерна, толщина экзины, наличие и форма характерного утолщения на апокольпиуме (polar cap), форма верхушки шипиков и частота их расположения по поверхности пыльцевых зерен, а также размер, форма и частота расположения перфораций. Эти группы в основном соответствуют рядам, приведенным А. А. Булавкиной (1937) во «Флоре СССР». Далее приведены основные различия между этими палиногруппами.

1. Наиболее крупная пыльца была отмечена у группы Viridiflorae; полярная ось до 32.1 мкм. В остальных группах размеры зерна не превышают 28.7 мкм.

2. Пыльцевые зерна с преобладающей сфероидальной формой наблюдались у видов групп Olympicae, Lactiflorae и Ecalcaratae, а с эллипсоидальной — у видов групп Vulgares и Viridiflorae.

3. Наименьшая частота расположения шипиков по поверхности зерна наблюдалась у групп Vulgares (25—46 шипиков на 50 мкм^2) и Viridiflorae (26—38), а наибольшая — у групп Olympicae (50—65), Lactiflorae (50—76) и Ecalcaratae (62—70).

4. Очень мелкие и редко встречающиеся перфорации были отмечены у групп Olympycae и Ecalcaratae, а наиболее крупные и частые — у групп Lactiflorae, Viridiflorae.

5. Утолщение на апокольпиуме треугольной формы имеет пыльца видов групп Viridiflorae, Lactiflorae и Olympicae, а утолщение округлой формы — у групп Vulgares, Grandulosae, Flabelatae, Ecalcaratae.

Нами также были дополнительно исследованы 2 вида, произрастающих за пределами СССР, но

имеющих важное значение для систематики рода. Так, китайский вид *A. ecalcarata*, относимый некоторыми ботаниками к роду *Semiaquilegia*, не должен, как нам кажется, выделяться из рода *Aquilegia* вследствие сходства с другими видами этого рода по морфологии вегетативных и генеративных органов и по морфологии пыльцы. *A. ecalcarata* объединен нами в одну палиногруппу с *A. parviflora*.

Североамериканский вид *A. skinneri* (табл. II, *7, 8*), входящий в группу Canadensis (Taylor, 1967), наиболее близок в палиноморфологическом отношении к видам группы Viridiflorae и имеет, по-видимому, общее с ней происхождение.

Судя по изученному нами виду *Paraquilegia anemonoides*, род *Paraquilegia*, имеющий, по мнению некоторых исследователей (Tamura, 1968), общего предка с родом *Aquilegia*, обладает значительным сходством с представителями последнего по морфологии пыльцевых зерен и наиболее близок, по нашему мнению, к горноазиатской группе Lactiflorae.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Булавкина А. А. Род *Aquilegia* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 7. С. 86—99. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 356 с. — *Мячина А. И., Казачихина Л. Л., Мамонтова И. Б., Калинина В. С.* Атлас спор и пыльцы некоторых современных растений Дальнего Востока. Хабаровск: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1971. 86 с. — *Пермяков А. И.* Пыльца некоторых видов покрытосеменных растений Средней Сибири // Морфология высших растений. М.: Наука, 1968. С. 85—100. — *Петров С., Борисова-Иванова О.* Палиноморфоложка характеристика на българските представители на семейство *Ranunculaceae*. 4. Род *Aquilegia* L. // Фитология. 1980. Т. 14. С. 14—16. — *Савицкий В. Д.* Морфология, классификация и эволюция пыльцы семейства Лютиковых. Киев: Наукова думка, 1982. 122 с. — *Фризен Н. В.* Ультраскульптура поверхности семян и систематика сибирских представителей рода *Aquilegia* (*Ranunculaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 6. С. 76—79. — *Anderson E., Schafer B.* Species hybrids in *Aquilegia* // Ann. Bot. 1931. Vol. 45. N 180. P. 639—646. — *Baker J. G.* A synopsis of the known forms of *Aquilegia* // Gard. Chron. 1878. Vol. 10. Ser. 2. P. 18—203. — *Boothman A. Aquilegias* // Gard. Chron. 1934. Vol. 45. Ser. 3. P. 13—409. — *Borbas V.* System und geograph. Verbreitung der Aquilegien // Akad. Ertesiö. 1882. H.1. S. 1—38. — *Brühl P.* De Ranunculaceis indicis disputationes // Journ. Asiat. Soc. Bengal. 1892. Vol. 61. N 3. P. 270—324. — *Clausen J. D., Keck D. D., Hiesey W. M.* Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autoploidy, with examples from the Madiinae // Carnegie Inst. Washington Publ., 1945. N 564. P. 77—79. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p. — *Grant V.* Isolation and hybridization between *Aquilegia formosa* and *A. pubescens* // El Aliso. 1952. Vol. 2. N 4. P. 341—360 — *Grant V.* Isolation between *Aquilegia formosa* and *A. pubescens*: a reply and reconsideration // Evolution. 1976. Vol. 30. P. 625—628. — *Hesse M.* Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur von Pollenkitt und Exine bei nahe verwandten entomophilen und anemophilen Angiospermen sippen: *Ranunculaceae, Hamamelidaceae, Platanaceae* und *Fagaceae* // Plant. Syst. Evol. 1978. Vol. 130. N 1-2. P. 13—42. — *Larson D. A.* Further electron microscopic studies of exine structure and stratification // Grana. 1964. Vol. 5. N 3. P. 265—276. — *Kumazawa M.* Pollen grain morphology in *Ranunculaceae, Lardizabalaceae* and *Berberidaceae* // Japan. J. Bot. 1937. Vol. 8. P. 19—27. — *Mitroiu N.* Etudes morphopolliniques et des aspects embryologiques sur les «Polycarpicae» et Helobiae, avec des consideration phylogénétiques // Lucrarile Gradinii Botanice din Bucuresti. Acta Botanica Hotrti Bucurestiensis. Bucuresti, 1970. P. 32—157. — *Morren C.* Monographie des Aquilèges // Belg. Hort. 1854. Vol. 14. P. 1—11. — *Nakamura J.* Diagnostic characters of pollen grains of Japan // Spec. Publ. Osaka Museum Natur. Hist. Osaka, 1980. Vol. 12. P. 1—11; 25—47. — *Payson E. B.* The North American species of *Aquilegia* // Contrib. U. S. Nat. Herb. 1918. Vol. 20. P. 133—157. — *Rapaicz R.* Az *Aquilegia* — genusz. Degenere *Aquilegia* // Bot. Lözl. 1909. Bd 8. S. 117—136. — *Scharfetter R. Aquilegia* L. // Biographien von Pflanzensippen. Wien. 1953. S. 125—128. — *Schimakura M.* Palynomorphs of Japanese Plants // Spec. Publ. Osaka Museum Natur. Hist. Osaka, 1973. Vol. 5. P. 16—24. — *Skalińska M.* Studies in *Aquilegia* // Proc. Linn. Soc. 1940. 152 sess. P. 328—347. — *Skalińska M.* Studies in the origin of some European species of *Aquilegia* // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 1964. Vol. 7. N 1. P. 1—23. — *Tamura M.* Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae*. IV // Sci. Rep. 1965. Vol. 14. N 1. P. 53—71; 1968. Vol. 17. N 1. P. 41—56. — *Tarnavschi J. T., Mitroiu N.* Certari

palinologice asurpa *Ranunculaculor* din R. P. R. // Probleme de biologie. Bucuresti, 1962. P. 79—122. — *Taylor R. I.* Interspecific hybridization and its evolutionary significance in the genus *Aquilegia* // Brittonia. 1967. N 19. P. 374—390. — *Ting W. S.* Illustration of pollen grains of some chinese plants // Bot. notiser. 1949. N 4. P. 277—282. — *Wodehouse R. P.* Pollen grains in the identification and classification of plant. VII. The *Ranunculaceae* // Bull. Tor. Bot. Club. 1936. Vol. 63. N 9. P. 495—514. — *Zimmeter A.* Verwandtschafts-Verhältnisse und geographische Verbreitung der in Europa einheimischen Arten der Gattung *Aquilegia.* Steyr, 1875. 66 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук
Санкт-Петербург

Получено 5 III 1991

УДК 581.4 : 582.635.5 © Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 4

Т. И. Кравцова

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И СТРОЕНИЕ ПСЕВДАНЦИЯ В РОДЕ *GESNOUINIA* (*URTICACEAE*)

T. I. KRAVTSOVA. THE ORIGIN AND STRUCTURE OF PSEUDOANTHOUS INFLORESCENCE IN THE GENUS *GESNOUINIA* (*URTICACEAE*)

Изучены строение парциального дихазиального соцветия (псевданция) у видов рода *Gesnouinia* и его развитие (динамика цветения) у *G. arborea.* Выяснено, что для этого растения, как и для видов близкого рода *Parietaria,* характерна дихогамия (протогиния): цветение псевданция происходит аналогично цветению обоеполого цветка *Parietaria.* Дихогамия и частичная раздельнополость соцветий *G. arborea* являются приспособлениями, препятствующими автогамии. Полученные данные позволяют рассматривать псевданций *Gesnouinia* как очень интегрированную систему, не только морфологически, но и функционально сходную с цветком.

Обоснована гомологичность компактного дихазия видов рода *Parietaria* из секции *Pycnocyma* и псевданция *Gesnouinia.* Псевданций мог возникнуть из соцветия первого типа путем большей конденсации цветков и редукции гинецея в обоеполых цветках. Эволюция соцветий в этой трибе сопровождалась, по-видимому, исчезновением полигамии и появлением нового типа плода, вторичный покров которого сформирован при участии элементов соцветия. Обнаруженное сходство эволюционных преобразований соцветия в трибах *Parietarieae* и *Dorstenieae* (Berg, 1977) свидетельствует об очень близком родстве семейств *Moraceae* и *Urticaceae.*

Gesnouinia Gaudich. — олиготипный род из трибы *Parietarieae* Wedd. (*Urticaceae* Juss.). Два его вида — *G. arborea* Gaudich. и *G. filamentosa* Wedd. — произрастают на Канарских о-вах (Weddell, 1856—1857); первый представляет собой небольшое дерево, второй — кустарник, по внешнему виду сходный с видами рода *Parietaria.* Замечательной особенностью этих растений являются цветкоподобные соцветия — псевданции. [1] Цель настоящего исследования — изучить строение псевданция и его развитие (динамику цветения) у *G. arborea,* выяснить возможное направление эволюционных преобразований соцветия в этой трибе, приведших к появлению такого специализированного типа соцветия.

Материал и методика

Наблюдение цветения и фиксирование соцветий *G. arborea* проводили в тропической оранжерее Главного ботанического сада АН СССР в Москве. Фиксировали в ФАА, срезы изготовляли по обычной методике микротомных

[1] В литературе существует и другой термин для обозначения цветкоподобных соцветий — антодий (Письяукова, 1939).

парафиновых срезов, окрашивали генциан-виолетом с подкраской оранжем Ж. Соцветие второго вида изучено по гербарному материалу, хранящемуся в Гербарии БИН АН СССР: Teneriffa: Guimar, 18.02.1855. Herb. E. Bourgeau (LE); Teneriffa: Guimar, 03.1845, Herb. T. Bourgeau N 520 (LE).

Результаты исследования и обсуждение

Соцветие у видов рода *Gesnouinia* комплексное. Парциальными соцветиями являются цветкоподобные, очень мелкие дихазии — псевданции (cymulae, по: Weddell, 1856—1857). Они состоят в основном из 3 однополых цветков — нижнего пестичного и верхних боковых тычиночных с рудиментом гинецея, окружены общей оберткой с 7 долями, являющимися окончаниями сросшихся брактей (см. таблицу-вклейку, *А—В*; рис. 1, *А*). Обертка выполняет функцию защиты заключенного в нее пестичного цветка и образует как бы второй круг его околоцветника. Семязачаток и развивающееся семя окружены таким образом многослойным покровом. В тычиночных цветках развитие гинецея останавливается на стадии закладки интегументов. Обычно виден зачаток только одного (внутреннего) интегумента (см. таблицу, *Г*), редко — двух.

Псевданции сходны у обоих видов рода. У *G. filamentosa* в отличие от *G. arborea* трубчатая часть обертки меньше и только наполовину (или менее) закрывает пестичный цветок. При плодах она тоньше, пленчатая или почти пленчатая.

Большинство псевданциев у *G. arborea*, как описано выше, 3-цветковые. Однако в пределах соцветия встречаются и другие морфологические его формы. Всего обнаружено 4 типа псевданциев: 1) обоеполые с 2 тычиночными цветками (см. таблицу; рис. 1, *А*); 2) обоеполые с 1 тычиночным цветком (зачаток второго не развивается); 3) псевданций, который можно, по-видимому, назвать женским, так как зачатки обоих тычиночных цветков не развиваются; 4) псевданций, который можно классифицировать как мужской, поскольку развивается только 1 цветок — аномальный тычиночный, с крупными тычинками; остальные цветки находятся в рудиментарном состоянии (рис. 1, *Б, 1, 2*). Этим разнообразием дихазиев достигается различное соотношение тычинок и пестиков (гинецеев) в одном дихазии (от 0 до 8 тычинок на 1 гинецей).

Все соцветие представляет собой собрание дихазиев (псевданциев). У *G. filamentosa* последние расположены по 2 в пазухах листьев, у *G. arborea* находятся в клубочках, которые собраны в комплексное прерывисто-метельчатое соцветие. Клубочки состоят из 4—5, реже из 2—3 сближенных дихазиев, сидящих на укороченной оси и находящихся на разных стадиях цветения и развития плода: если в нижних уже развивается плод, то в верхнем цветение еще не началось (акропетальное развитие). Нужно отметить, что нижние дихазии в клубочках, как и одиночные в местах ветвления оси соцветия, возможно, часто являются женскими.

Метельчатые соцветия *G. arborea* неодинаковы; среди них можно различить сравнительно короткие пазушные, располагающиеся на нижних побегах, рано цветущие и, по-видимому, совсем не дающие плодов; короткие пазушные на верхних побегах, более облиственные, чем первые, образуют плоды; удлиненные терминальные, сильно облиственные, на верхних побегах, образуют плоды. Соцветия неравнозначны и в отношении проявления пола. Имеются обоеполые соцветия с нормально развитыми цветками обоих типов и функционально женские, с неразвивающимися зачатками тычиночных цветков. Обоеполые соцветия различаются, кроме того, по степени развития тычиночных цветков. В соцветиях с наиболее развитыми крупными тычиноч-

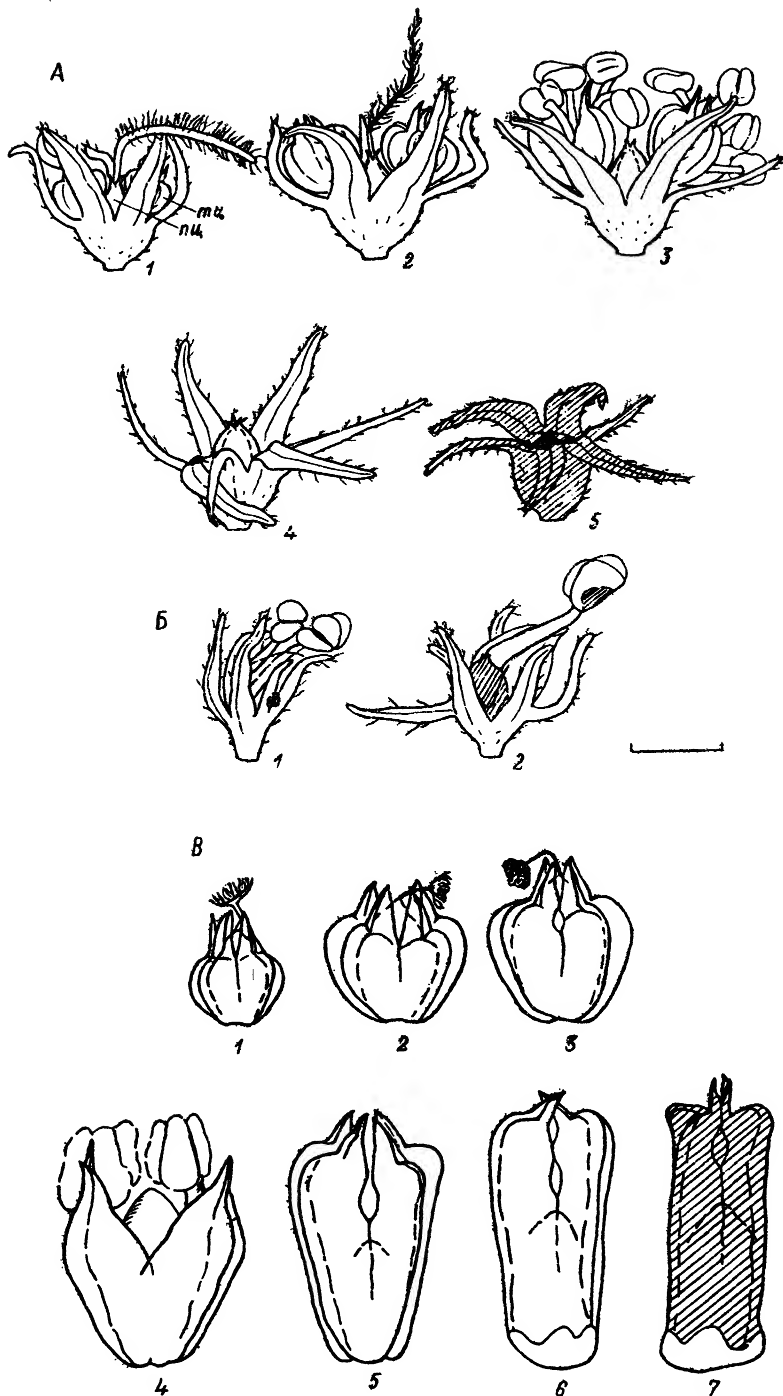


Рис. 1. Цветение и развитие плода у *Gesnouinia arborea* (*А*, *Б*) и *Parietaria judaica* (*В*).

А — обоеполый псевданций, *Б* — мужские псевданции; *1—7* — фазы цветения и развития плода. *тц* — тычиночный цветок, *пц* — пестичный цветок. Масштабная линейка — 1 мм.

ными цветками обнаружены единичные дихазии, которые мы классифицировали как мужские.

В условиях оранжереи пыление и завязывание семян наблюдаются редко. Только около 20% дихазиев образуют плоды. Крупное перистое рыльце пестичного цветка и активное выбрасывание пыльцы при выпрямлении тычинок свидетельствуют об анемофилии. Однако истинное знание характера опыления возможно лишь после наблюдения растений в их естественной обстановке (Фегри, Пэйл Ван дер, 1982).

Псевданций у *G. arborea* представляет собой очень интегрированную структуру — морфологически, онтогенетически и антэкологически, как и цветок (Meeuse, 1975), это, по-видимому, единое целое. Он является единицей опыления, для которой характерно разделение двух функций (выделение и восприятие пыльцы) во времени — дихогамия (Фегри, Пэйл Ван дер, 1982), а именно протогиния. Цветение (рис. 1, *А*) происходит аналогично цветению обоеполых цветков у представителей близкого рода *Parietaria* (Кравцова, 1991), в частности *P. judaica* Strand. (рис. 1, *Б*). Наблюдаются те же фазы: 1) женская фаза — рыльце готово к восприятию пыльцы (рис. 1, *А, 1; Б, 1*); 2) пауза — рыльце засыхает и опадает, тычинки продолжают развиваться, тычиночные цветки при этом укрупняются (рис. 1, *А, 2; Б, 2, 3*); 3) мужская фаза — распрямляются тычинки и раскрываются пыльники (рис. 1, *А, 3; Б, 4*). Если опыление осуществилось, то, вероятно, у обоих видов на 2-й фазе цветения в семени уже развиваются зародыш и эндосперм. Таким образом, происходит «превращение в „плод" даже до мужской фазы цветения», что характерно и для рода *Ficus* L. (Pijl van der, 1969 : 121).

Протогиния, как и частичная раздельнополость соцветий *G. arborea*, является у представителей рассматриваемых родов приспособлением, препятствующим самооплодотворению (автогамии), хотя гейтоногамия вполне возможна.

После цветения у *P. judaica* из цветка формируется плод — антокарпий (рис. 1, *Б, 5—7*). У *G. arborea* тычиночные цветки опадают, оставшаяся часть соцветия развивается в обвернутый плод (рис. 1, *А, 4, 5*); из обвертки формируется кожистый окрашенный флобафенами (на рис. 1 показан штрихами) покров плода. Обвертка образует также приспособления для диссеминации: ее доли при высыхании затвердевают и изгибаются, превращаясь в прицепки, густо покрытые твердыми крючковидно загнутыми волосками.

Анатомическое исследование показало, что в обоеполом цветке *P. judaica* к началу мужской фазы цветения зародыш в развивающемся семени находился на поздней глобулярной стадии; в одном случае семязачаток к этому времени дегенерировал. Эти данные позволяют предположить, что в цветке как физиологическом целом существует корреляция между стадией развития зародыша и началом завершающей фазы цветения. Однако, в исследованных псевдантных соцветиях *G. arborea*, вероятно, в связи с редким опылением на мужской фазе цветения не было обнаружено ни зародыша, ни эндосперма, при этом семязачатки были нормально развиты; возможно, это свидетельствует об отсутствии у псевданция таких жестких корреляций, как у цветка.

Роды *Gesnouinia* и *Parietaria* являются близкими. Некоторые исследователи (Endlicher, 1836—1840; Webb, Berthelot, 1836—1850) рассматривали *Gesnouinia* как секцию рода *Parietaria*. Для него в отличие от *Parietaria* характерны отсутствие обоеполых цветков и другое строение рыльца. Обвертка, согласно H. Weddell (1856—1857), в большой степени аналогична обвертке у *P. cretica* L. А. В. Ярмоленко (1941), однако, считал, что соцветия *Gesnouinia* и *Parietaria* из секции *Pycnocyma* Jarm. конвергентны.

Результаты нашего исследования морфолого-анатомического строения плодов и семян в этих родах (Кравцова, неопубликованные данные) свидетельствуют о значительной их близости и позволяют предположить гомологичность парциального соцветия у видов *Gesnouinia* и дихазия у представителей рода *Parietaria*

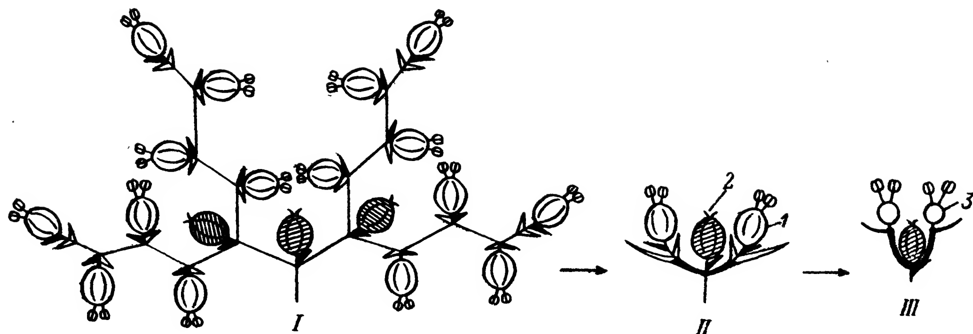


Рис. 2. Преобразование соцветия в трибе *Parietarieae*, приведшее к возникновению псевданция (*I*, *II* — по: Ярмоленко, 1941; изменено Кравцовой; схематическое изображение цветков по:Berg, 1977).

I — соцветие у *P. officinalis* (подсекция *Manocyma*), *II* — соцветие у *P. diffusa* (подсекция *Pycnocyma*), *III* — псевдантное соцветие у *G. arborea*. Цветки: *1* — обоеполый, *2* — пестичный, *3* — тычиночный.

(типового подрода) секции *Pycnocyma.* Можно построить морфологический ряд, отражающий предполагаемое направление изменения соцветия в трибе *Parietarieae,* которое могло привести к возникновению псевданция *Gesnouinia* (рис. 2). Возможность трансформации разветвленного дихазиального соцветия, характерного для представителей подсекции *Manocyma* Jarm. (рис. 2, *I*) в укороченный 3-цветковый дихазий видов секции *Pycnocyma* (рис. 2, *II*), была обоснована Ярмоленко (1941). Возникший в результате редукции и олигомеризации исходного соцветия компактный 3-цветковый дихазий со сближенными цветками окружен оберткой, образованной частично сросшимися элементами соцветия — осями II порядка и прицветными листьями.

Следующий шаг преобразований — редукция гинецея в обоеполых боковых цветках, превращение их в тычиночные. Таким образом, полигамия, свойственная роду *Parietaria* и предковым формам *Gesnouinia* (которые, вероятно, близки к *Parietaria*), исчезает, в новом соцветии формируются только однополые цветки. Возникший дихазий, в котором функции выделения и восприятия пыльцы пространственно разделены, превращается в цветкоподобное соцветие — псевданций (рис. 2, *III*). При этом такой признак, как дихогамия, наследуется от предковых форм.

Согласно C. J. Chen (1980), в трибе *Boehmerieae* Gaudich. полигамные цветки также являются примитивным признаком. Вторичное возникновение полигамных цветков у видов рода *Parietaria* в связи с трудностями опыления (Грудзинская, 1990) кажется маловероятным.

Метельчатое соцветие *G. arborea*, вероятно, более продвинутое, чем соцветие *G. filamentosa* с 2 дихазиями в пазухе листа. Соцветие у первого вида можно рассматривать как результат умножения (полимеризации) исходного дихазия. Вторично разветвленные рацемозные клубочковые соцветия обычны для *Urticaceae* s. str. (Berg, 1977).

Результатом рассмотренных выше эволюционных преобразований соцветия (рис. 2) явилось возникновение в родах *Parietaria* (Кравцова, 1990) и *Gesnouinia* нового типа плода с покровом, образованным элементами соцветия (оберткой). Этот покров по структуре и консистенции различен у представителей двух родов: у *P. diffusa* Mert. et Koch и *P. cretica* он лигнифицирован, у видов *Gesnouinia* — плотный кожистый, содержит большое количество флобафенов. В обоих родах он довольно мощный по сравнению с тонкими перикарпием и сохраняющимся околоцветником. Функционально покров, сформированный оберткой, по-видимому, частично замещает сильно редуцированные внутренние покровы плода и семени и обусловливает новые биологические особенности плода.

Цветкоподобные соцветия обнаружены только у насекомоопыляемых растений из разных семейств и порядков (Письяукова, 1939). В порядке крапивных псевданции, как отмечает C. C. Berg (1977), больше характерны для представителей сем. *Moraceae* Lindl., чем *Urticaceae*. У первых тычинки не специализированы к ветроопылению и псевдантность также является приспособлением к опылению насекомыми. В связи с этим вопрос о типе опыления у видов *Gesnouinia* является очень интересным и заслуживает подробного изучения. У *Moraceae* псевдантные соцветия, снабженные обверткой, являются, согласно Berg, результатом эволюционных преобразований, сходных с описанными выше для трибы *Parietarieae*. Особенно значительное сходство наблюдается в трибе *Dorstenieae* Gaudich., где, однако, исходное разветвленное дихазиальное соцветие является гипотетическим. Предполагается, что оно не имело обоеполых цветков, следовательно, эволюция соцветий, приведшая у *Dorstenieae* к возникновению псевданция, не сопровождалась (по мнению Berg) исчезновением полигамии. Обнаруженный параллелизм в развитии соцветий свидетельствует, по-видимому, об очень близком родстве семейств *Moraceae* и *Urticaceae*.

Нужно сказать, что рассмотренный эволюционный ряд соцветий в трибе *Parietarieae* представляет теоретический интерес. Замечательно не только отмеченное для сем. *Moraceae* (Berg, 1977) разнообразие псевдантных соцветий, повторяющее тенденции в дифференциации цветка покрытосеменных, но привлекает внимание и сам процесс формирования цветкоподобной структуры из разветвленного генеративного побега, который, возможно, аналогичен процессам, происходившим при возникновении цветка.

За ценные советы, данные при подготовке этой статьи, выражаю искреннюю благодарность А. П. Меликяну; за полученный материал и помощь в работе благодарю И. А. Грудзинскую, Л. К. Сафину и сотрудника ГБС РАН И. А. Трофимову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грудзинская И. А. К эволюции цветков и соцветий в семействе *Urticaceae* // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 774—782. — *Кравцова Т. И.* Карпологическая характеристика представителей рода *Parietaria* (*Urticaceae*). Вторичные покровы и эволюционные тенденции в развитии плода // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1497—1508. — *Кравцова Т. И.* Карпологическая характеристика представителей рода *Parietaria* (*Urticaceae*). Анатомическое строение и особенности поверхности вторичных покровов плода // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 510—524. — *Письяукова В. В.* К вопросу о возникновении соцветий-антодиев у насекомоопыляемых растений // Сов. ботаника. 1939. № 8. С. 89—99. — *Фегри К., Пэйл Л. Ван дер.* Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 379 с. — *Ярмоленко А. В.* Опыт построения системы рода *Parietaria* и родственных ему форм (материалы к монографии) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. Флора и сист. высш. раст. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 5. С. 319—330. — *Berg C. C. Urticales,* their differentiation and systematic position // Plant Syst. Evol. 1977. Suppl. 1. P. 349—374. — *Chen C. J. Archiboehmeria* C. J. Chen: a new genus of *Urticaceae* // Acta Phytotax. Sin. 1980. Vol. 18. N 4. P. 476—481. — *Endlicher S.* Genera plantarum secundum Ordines Naturales disposita. Vindobonae (Wien): Fr. Beck. 1836—1840. 1484 S. — *Meeuse A. D. J.* Changing floral concepts: anthocorms, flowers, and anthoids // Acta Bot. Neerl. 1975. Vol. 24. N 1. P. 23—36. — *Pijl L. van der.* Principles of dispersal in higher plants. N. Y.; Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1969. 154 p. — *Webb P. B., Berthelot S.* Histoire naturelle des Iles Canaries. 1836—1850. T. III. II partie. *Phytographia canariensis.* Sect. III. Paris: Plon Freres. 1836—1850. 479 p. — *Weddell H. A.* Monographie de la famille des Urticées. T. 19. Paris: Arch. Mus. Hist. Nat., 1856—1857. 592 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук
Санкт-Петербург

Получено 11 VII 1991

УДК 581(321+48):582.594.2 © Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 4

И. И. Шамров, З. И. Никитичева

МОРФОГЕНЕЗ СЕМЯПОЧКИ И СЕМЕНИ У *GYMNADENIA CONOPSEA* (*ORCHIDACEAE*): СТРУКТУРНОЕ И ГИСТОХИМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

I. I. SHAMROV, Z. I. NIKITICHEVA. THE OVULE AND SEED MORPHOGENESIS IN *GYMNADENIA CONOPSEA* (*ORCHIDACEAE*): THE STRUCTURAL AND HISTOCHEMICAL STUDY

Изучен морфогенез семяпочки и семени у *Gymnadenia conopsea.* Прослежен генезис зачатка семяпочки. Его формированию предшествует периклинальное деление одной из клеток субэпидермы плаценты. В зачатке семяпочки можно выделить 3 зоны — эпидерму, субэпидерму (представлена только археспориальной клеткой) и осевой ряд клеток, расположенных под археспориальной клеткой. Впервые для орхидных выявлена такая структура семяпочки, как постамент, в связи с чем предлагается выделять в тенуинуцеллятном типе семяпочек модифицированный подтип наряду с типичным (симпетальным) подтипом. Показано, что при заложении интегументов происходят периклинальные деления клеток эпидермы зачатка семяпочки, но только производные наружных клеток принимают в дальнейшем участие в формировании интегументов. Уточнены время образования и происхождение воздушной полости в халазальной части семени: она начинает формироваться перед оплодотворением за счет разрушения клеток гипостазы. Прослежен генезис основных структур семяпочки при преобразовании ее в семя. Зародышевый мешок моноспорического типа, развивается из халазальной мегаспоры тетрады и характеризуется депрессией халазального полюса и формированием лишь 5 клеток. Двойное оплодотворение осуществляется нормально. Эндосперм состоит из 1-ядерной клетки и функционирует до стадии октантов проэмбрио. Зародыш развивается по Onagrad-типу, имеет нитевидный 1-рядный подвесок, внедряющийся в плаценту. В зрелом семени зародыш представлен глобулярным телом со слабой гистогенной дифференциацией. На основании данных структурного и гистохимического исследований выявлены критические стадии в развитии семяпочки и семени и обсуждаются корреляции структур в процессе формирования семени у *G. conopsea.*

Изучению развития эмбриональных структур орхидных посвящена обширная литература (Савина, Поддубная-Арнольди, 1990). Большее внимание было уделено характеристике мегаспорогенеза, формированию зародышевого мешка, специфике оплодотворения и меньшее — строению зародыша в зрелом семени и в период послесеменного развития. В то же время начальные этапы формирования семяпочки, закономерности дифференциации и генезис ее соматических структур оставались до сих пор слабо изученными.

Материал и методика

Объектом исследования явился кокушник комарниковый — *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., относящийся к трибе *Orchideae* подсем. *Orchidoideae.* Материал собирали в течение 1987—1989 гг. в Ленинградской обл. (окр. ст. Можайская).

Завязи на разных стадиях развития фиксировали в смеси FAA и Карнуа (6 : 3 : 1) и обрабатывали по общепринятой методике. Срезы 5—10 мкм толщ. окрашивали генциан-виолетом по Ньютону с подкраской оранжем Ж в гвоздичном масле и фуксин-сернистой кислотой по Фельгену с подкраской гематоксилином по Эрлиху и алциановым синим. Кроме того, были использованы гистохимические методики: 1) ШИК-реакция на полисахариды клеточных оболочек, а также на крахмал (параллельно реакция с раствором иода в иодистом калии) и на продукты его неполного распада — декстрины; 2) окраска прционовыми красителями для одновременного обнаружения белков и нерастворимых углеводов (подробно методики см. Шамров, 1990). Динамику полисахаридов и общих белков выявляли на основании визуальных наблюдений на центральных срезах клеток. Условно выделили 4 уровня содержания этих веществ в клетках различных тканей — высокий (+++), средний (++), низкий (+), отсутствие веществ (*0*). Для выявления лигнина в клеточных стенках использовали реакцию с флороглюцином в 20%-м растворе соляной кислоты (Дженсен, 1965).

Результаты исследования

Завязь и плацентация. Завязь у *Gymnadenia conopsea*, как у всех орхидных, нижняя и состоит из 3 сросшихся плодолистиков. Хорошо выражены 3 дорзальных и 3 вентральных сложных проводящих пучка, от которых отходят 3 плацентарных пучка из прокамбиальных клеток. Плацентация париетальная. В завязи развиваются 3 плаценты, каждая из которых разделена на 2 гребня. На гребнях плаценты формируются семяпочки (на поперечном срезе их обычно 5—6 на каждом гребне). В завязи к началу заложения семяпочек накапливается умеренное количество крахмала (++) в виде сложных (как правило, вокруг дорзальных и вентральных проводящих пучков) и простых крахмальных зерен (рис. 1, *1*). В гребнях плаценты обнаруживаются белки (+++).

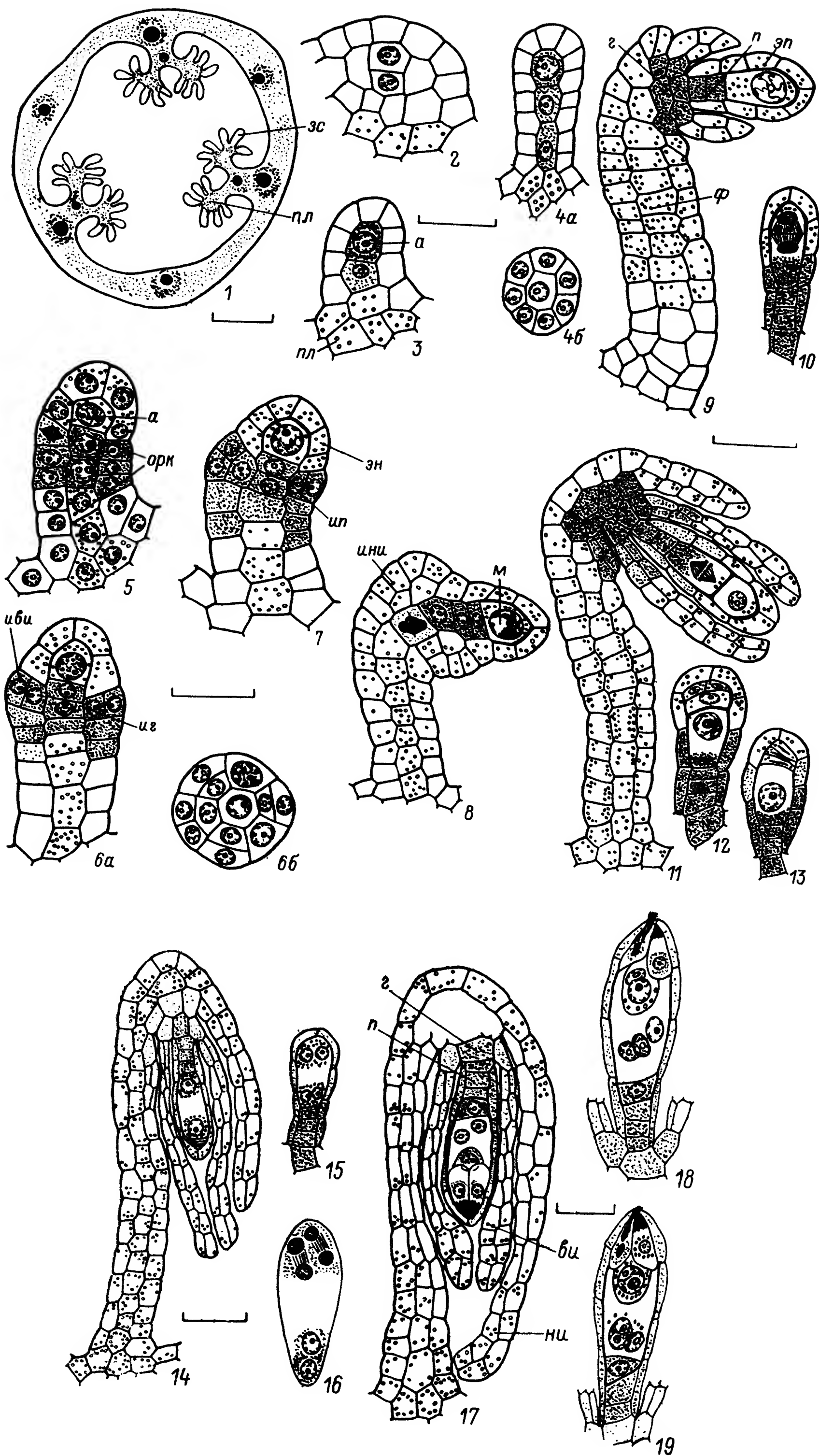
Формирование семяпочки. Возникновению зачатка семяпочки предшествует периклинальное деление одной из клеток субэпидермы плаценты (рис. 1, *2*). Ее наружная производная формирует основные структуры семяпочки, а внутренняя, вероятно, осуществляет связь между плацентой и фуникулусом. Наружная клетка также делится периклинально, после чего клетка, лежащая под эпидермой, становится археспориальной. Она отличается от сестринской клетки более крупным ядром (рис. 1, *3*). Во время формирования зачатков семяпочек в клетках плаценты сохраняется крахмал (++) (рис. 1, *1, 2*), тогда как в зачатке семяпочки обнаруживаются декстрины и белки (+++) (декстрины не выявляются только в эпидерме) (рис. 1, *3*; 2, *1, 2*). Клетка, сестринская археспориальной, делится периклинально на 2 клетки, которые в свою очередь делятся еще раз в том же направлении. Таким образом, под археспориальной клеткой образуется осевой ряд клеток (рис. 1, *4а, 4б, 5—7*). В этот период в зачатке семяпочки наблюдается специфическое распределение веществ: крахмала — в археспориальной клетке, клетках апикальной части эпидермы зачатка (чуть выше среднего уровня) и в нижних клетках осевого ряда (+++), его количество увеличивается в плаценте (+++) (рис. 1, *5—7*); декстринов — в клетках осевого ряда и клетках эпидермы в средней части бугорка семяпочки (+++) (рис. 1, *5—7*). Высокий уровень содержания белков, характерный для апикальной части зачатка с археспориальной клеткой, уменьшается в направлении основания зачатка (рис. 2, *3—5*).

В семяпочке развиваются два интегумента. Первым дифференцируется внутренний интегумент. Значительный интерес представляет способ заложения интегументов. В эпидерме зачатка семяпочки возникает поясок митотически активных клеток ниже уровня археспориальной клетки. Каждая клетка этого пояска делится периклинально (рис. 1, *6б*). Эти деления являются дифференцирующими: наружные клетки (инициали) формируют в дальнейшем интегумент, а внутренние становятся латеральными клетками гипостазы (рис. 1, *6б, 7*). В результате деления верхней клетки осевого ряда, лежащей под археспориальной клеткой, образуются инициальная клетка постамента и центральная клетка гипостазы (рис. 1, *6б, 7*).

Основные структуры семяпочки (нуцеллус, два интегумента, халаза и фуникулус) начинают дифференцироваться в период вступления в мейоз мегаспороцита (рис. 1, *8, 9*). Нуцеллус представлен эпидермой (в микропилярной и латеральной

Рис. 1. Развитие семяпочки и динамика различных полисахаридов в ее тканях у *Gymnadenia conopsea*.

Крахмал показан в виде гранул, декстрины — в виде точек. *1* — схема завязи на поперечном срезе; *2, 3, 4а, 4б, 5* — формирование зачатка семяпочки на плаценте (*4б* — поперечный срез зачатка семяпочки ниже уровня археспориальной клетки); *6а, 6б, 7* — начало дифференциации структур семяпочки, инициация внутреннего интегумента, гипостазы и постамента (*6б* — поперечный срез зачатка семяпочки ниже уровня археспориальной клетки); *8—13* — инициация наружного интегумента и дифференциация основных структур семяпочки в период мегаспорогенеза; *14—17* — строение семяпочки в период формирования зародышевого мешка; *18, 19* — двойное оплодотворение. *а* — археспориальная клетка, *зс* — зачаток семяпочки, *ви* — внутренний интегумент, *г* — гипостаза, *иви* — инициали внутреннего интегумента, *иг* — инициали гипостазы, *ини* — инициали наружного интегумента, *ип* — инициали постамента, *к* — каллоза, *м* — мегаспороцит, *ни* — наружный интегумент, *орк* — осевой ряд клеток, *п* — постамент, *пл* — плацента, *ф* — фуникулус, *эн* — эпидерма нуцеллуса. Масштабные линейки: *1* — 0.2, остальные — 0.03 мм


зс
пл
1
2
а
пл
3
4а
4б
г
п
эп
ф
9
10
а
орк
5
эн
ип
7
ини
м
8
иви
иг
6а
6б
11
12
13
г
п
14
15
16
ви
ни
17
18
19

частях) и постаментом (в халазальной части семяпочки). Халаза состоит из однородных клеток (как правило, это 8 клеток на продольном медианном срезе), которые дифференцируются в гипостазу. Фуникулус очень длинный, состоит из 2 слоев: центральный слой клеток окружен эпидермой. Крахмал обнаруживается в наибольшем количестве в мегаспороците, центральном слое клеток фуникулуса (+++), а также в эпидерме нуцеллуса, фуникулуса и в растущих интегументах (++) (рис. 1, *8, 9*). Декстрины аккумулируются в постаменте и гипостазе (+++) (рис. 1, *8, 9*), тогда как белки — в клетках формирующихся интегументов, постаменте и гипостазе, а затем только в клетках апикальных концов интегументов и халазальной части мегаспороцита (+++) (рис. 2, *6, 7*).

Археспориальная клетка у *G. conopsea* не делится и преобразуется в мегаспороцит. Мегаспорогенез завершается образованием линейной, редко Т-образной тетрады мегаспор (рис. 1, *8—12*). К этому времени 2-слойные интегументы имеют определенное взаимное расположение: внутренний интегумент достигает верхушки нуцеллуса, а наружный — только середины его длины. Характер накопления и распределения полисахаридов и белков в целом сохраняется (рис. 1, *8—12*; 2, *6—10*). Следует лишь отметить, что содержание белков уменьшается в апикальных клетках эпидермы нуцеллуса и увеличивается в клетках постамента. Исчезают крахмальные зерна из клеток эпидермы базальной части нуцеллуса, и возрастает интенсивность реакции в них декстринов. В оболочке мегаспороцита, а позднее и мегаспор тетрады происходит отложение каллозы. Крахмальные зерна, распределяющиеся сначала равномерно по всей цитоплазме мегаспороцита (рис. 1, *8*), локализуются постепенно в его халазальной части (рис. 1, *9*). В этой части мегаспороцита к концу мейоза I происходит исчезновение крахмала и начинают выявляться декстрины (+++) (рис. 1, *10*). В ходе мегаспорогенеза крахмал обнаруживается в апикальной области обеих клеток диады, а затем только в 3 верхних мегаспорах тетрады (+). Белки накапливаются главным образом в халазальной части мегаспороцита, а затем в той же части нижней клетки диады и функционирующей мегаспоры (+++) (рис. 2, *7—11*).

В процессе развития зародышевого мешка происходит постепенное исчезновение крахмальных зерен из клеток эпидермы нуцеллуса и большей части внутреннего интегумента. В постаменте и смежных с ним клетках гипостазы устанавливается средний уровень содержания декстринов (рис. 1, *13—15, 17*). Белки не обнаруживаются в клетках апикальных концов интегументов, их уровень снижается в клетках эпидермы и гипостазы (++), остается высоким (+++) только в клетках постамента (рис. 2, *11—13, 15*). Необходимо подчеркнуть, что со стадии сформированного зародышевого мешка начинается разрушение нижних клеток гипостазы, в результате чего в дальнейшем формируется воздушная полость в халазальной области семяпочки (рис. 1, *17*). Стенки клеток гипостазы не лигнифицируются, в них выявляется лишь более интенсивная ШИК-положительная реакция. Наружный интегумент интенсивно растет в длину и достигает основания фуникулуса ко времени созревания зародышевого мешка. Таким образом, можно считать, что микропиле образовано обоими интегументами. Особенностью строения микропиле у *G. conopsea* является наличие полости над эндостомом, образованной за счет удлинения наружного интегумента (рис. 1, *17*). Клетки нуцеллуса удлиняются по мере роста зародышевого мешка и сохраняются без признаков дегенерации до оплодотворения.

Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры. При этом после 4-ядерной стадии синхронность в делении его ядер нарушается: делится только микропилярная пара ядер (рис. 1, *15, 16*). В результате этого зрелый зародышевый мешок является 5-клеточным и состоит из яйцеклетки, 2 синергид, антиподы и центральной клетки с 2 полярными ядрами. Синергиды имеют грушевидную форму, с ядрами в средней части клеток. При проведении ШИК-реакции на полисахариды выявляется нитчатый аппарат в виде утолщений оболочки, имеющих пальцеобразную форму на базальных концах синергид (рис. 1, *17*).

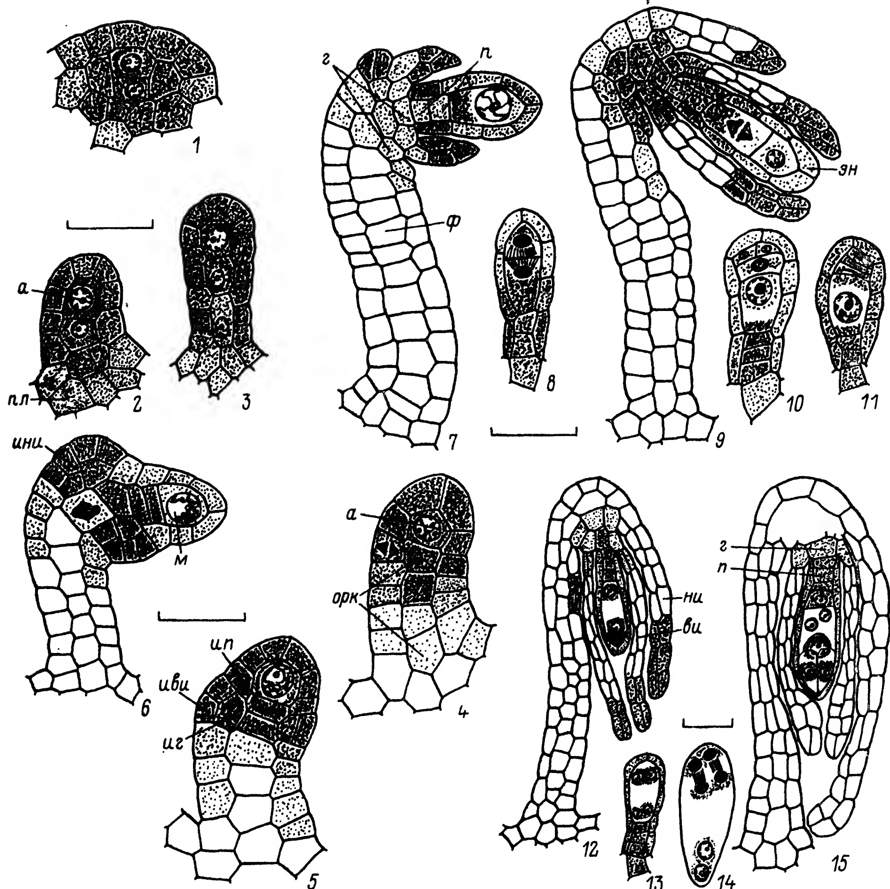


Рис. 2. Динамика белков в тканях семяпочки в процессе ее развития у *Gymnadenia conopsea*.
Уровни содержания белков показаны точками. Стадии развития семяпочки в целом соответствуют стадиям, представленным на рис. 1. Обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабные линейки — 0.03 мм.

Прослежена динамика полисахаридов и белков в развивающемся зародышевом мешке. В 2- и 4-ядерном зародышевом мешке на обоих его полюсах обнаруживаются крахмальные зерна (рис. 1, *14, 15*), а позднее они исчезают. Вокруг делящихся ядер выявляются декстрины (рис. 1, *16*). В зрелом зародышевом мешке они обнаруживаются также в антиподе (+++), апикальной части яйцеклетки и средней части синергид (++) (рис. 1, *17*). Белки аккумулируются вокруг ядер на ценоцитной стадии развития зародышевого мешка (рис. 2, *12—14*). В зрелом зародышевом мешке они присутствуют в анти-поде, апикальной части яйцеклетки и средней части синергид (+++) (рис. 2, *15*).

Двойное оплодотворение у *G. conopsea* осуществляется без нарушений. Мы наблюдали оба звена этого процесса — вхождение спермиев в зародышевый мешок и объединение одного спермия с ядром яйцеклетки, а другого — с полярными ядрами центральной клетки (рис. 1, *18, 19*; 3, *1*).

Эмбриогенез. Зигота перед делением имеет удлиненную грушевидную форму, ее ядро находится в терминальной части клетки (рис. 3, *1*). Зигота делится поперечной перегородкой на клетки *ca* и *cb*. Базальная клетка (*cb*) делится поперечно (рис. 3, *2*) на клетки *m* и *ci*, а апикальная (*ca*) — продольно, в результате чего формируется Т-образная тетрада клеток проэмбрио (рис. 3, *3, 4*). В клетке *ca* после двух продольных делений образуются квадранты (стадия *q*) (рис. 3, *5*). В дальней-

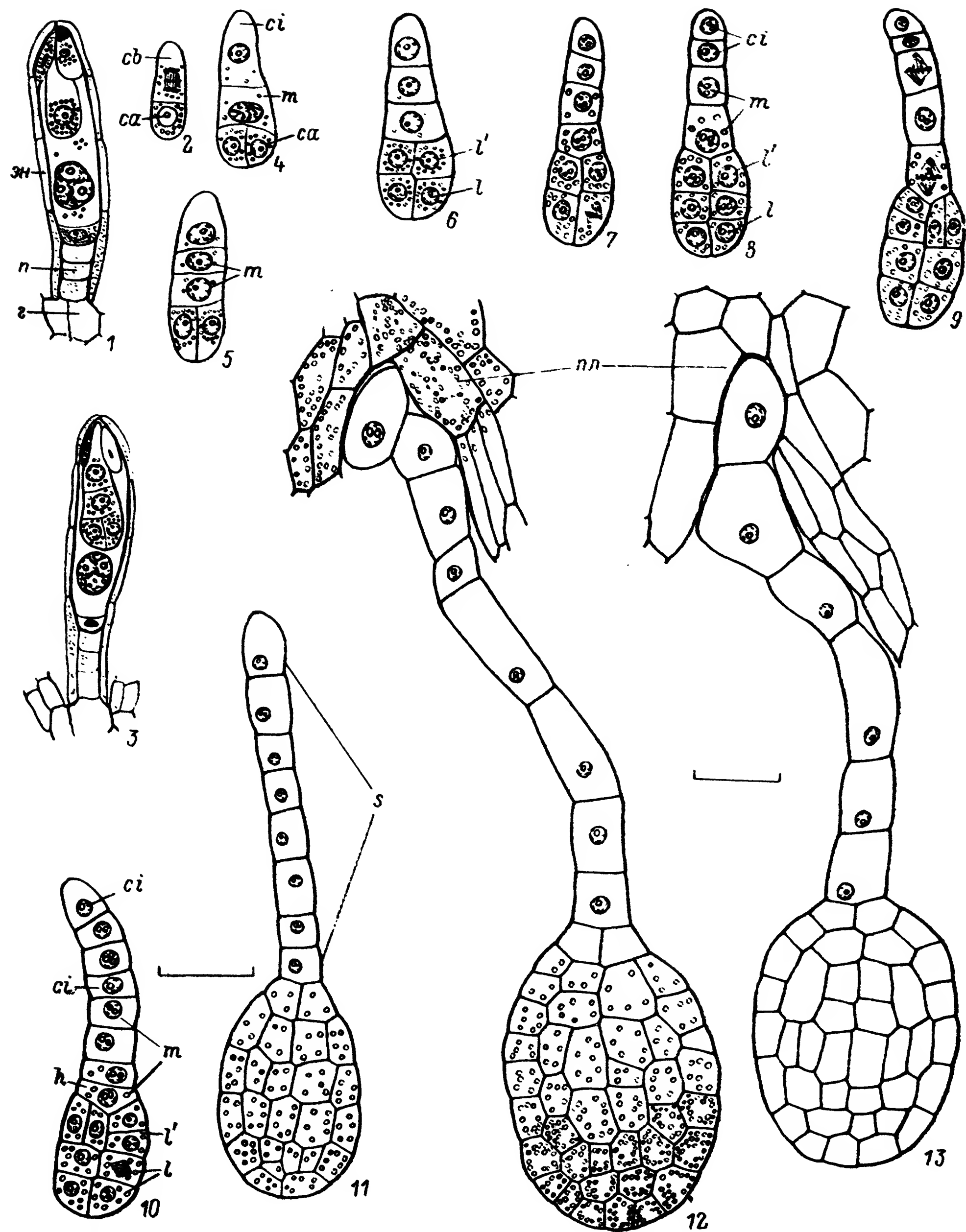


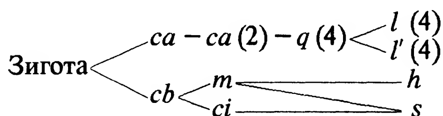
Рис. 3. Развитие зародыша, эндосперма и динамика различных полисахаридов в их клетках у *Gymnadenia conopsea.*

1—13 — последовательные стадии развития зародыша; *1, 3* — стадии сопряженного развития зародыша и эндосперма. *ca* — апикальная клетка, *cb* — базальная клетка, *l, l* — этажи клеток, производные апикальной клетки, *m* и *ci* — этажи клеток, производные базальной клетки, *h* — гипофизарная клетка, *s* — подвесок. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабные линейки — 0.03 мм.

шем квадранты делятся периклинально, возникают октанты (4 клетки в 2 этажа) (рис. 3, *6*). Четкая последовательность делений прослеживается и далее. В верхнем этаже октантов деления поперечные относительно оси зародыша (рис. 3, *7, 8*). Затем поперечные деления могут происходить и в нижнем этаже октантов, хотя с

равной вероятностью могут идти и продольные деления (рис. 3, *9, 10*; *5, 2*). В дальнейшем они сменяются взаимно дополняющими делениями, так что результат оказывается одинаковым. Продольные деления в клетках этажей октантов соответствуют делениям, в результате которых отделяются инициали периблемы и плеромы (рис. 3, *11*). Однако дальнейшей дифференциации этих инициалей не происходит, и гипокотилярная область глобулярного зародыша зрелого семени представлена 1-слойной плеромой, окруженной 1—2-слойной периблемой (рис. 3, *12, 13*).

Клетка *m* тетрады клеток проэмбрио делится на 2, лежащие одна над другой клетки (рис. 3, *4—6*). Затем поперечно делится также клетка *ci* (рис. 3, *7, 8*). Производные обеих клеток делятся еще раз поперечными перегородками (рис. 3, *9*), образуя ряд клеток (рис. 3, *10*). Верхняя клетка этого ряда становится гипофизарной (*h*), а остальные клетки формируют нитевидный подвесок (*s*). Таким образом, развитие зародыша у *G. conopsea* соответствует Onagrad-типу. Ранний эмбриогенез можно представить следующей формулой:



После окончания делений в подвеске образуется 7—8 клеток (рис. 3, *11*), которые сильно вытягиваются в длину путем растяжения (рис. 3, *12*). Своеобразным является направление роста подвеска у *G. conopsea,* который в результате делений клеток и их растяжения выходит за пределы семяпочки. Во время роста подвесок последовательно проходит через эндостом, полость, образованную наружным интегументом, через экзостом и достигает поверхности плаценты, более или менее глубоко внедряясь в нее (рис. 3, *12, 13*). Базальная клетка подвеска становится пузыревидной, ее оболочка утолщается, особенно в нижней части клетки.

Зародыш в зрелом семени представлен глобулярным телом, не дифференцированным на органы, со слабой гистогенной дифференциацией. В зародыше можно выделить слой эмбриодермы, группу клеток, производных гипофизарной клетки, а также инициальные слои периблемы и плеромы (рис. 3, *12, 13*). Необходимо подчеркнуть, что эти гистогены выявляются, скорее, по положению, а не по структуре. Структурная дифференциация клеток различных гистогенов не обнаруживается в зародыше зрелого семени на светооптическом уровне. В нем происходит дифференциация иного плана. В зародыше выявляются апикальная и базальная части, различающиеся по размерам и содержимому клеток. Для апикальной части зародыша характерны более мелкие клетки с высоким содержанием в них крахмала (+++) (рис. 3, *12*). Базальная часть зародыша представлена крупными клетками, в которых аккумулируются белки (+++), присутствующие также в подвеске (++) (рис. 4, *11*).

Эндосперм. После оплодотворения ядро первичной клетки эндосперма далее не делится. Оно сохраняется в период раннего эмбриогенеза (рис. 3, *1, 3*), постепенно уменьшаясь в объеме и принимая форму полумесяца, охватываю-щего апикальный конец проэмбрио. Ядро сдавливается растущим проэмбрио и дегенерирует ко времени образования в нем октантов (рис. 5, *1*). Постепенно весь объем первичной клетки эндосперма заполняется глобулярным зародышем.

Трансформация соматических структур семяпочки при развитии семени. После оплодотворения в развитии структур семяпочки можно выделить три этапа, ориентирами которых могут быть определенные стадии развития зародыша. Первый этап завершается образованием октантов проэмбрио. К этому времени клетки эпидермы нуцеллуса постепенно вытягиваются и уплощаются, а их ядра подвергаются деструкции. В результате вокруг проэмбрио

Рис. 4. Динамика белков в клетках зародыша и эндосперма в процессе их развития у *Gymnadenia conopsea.*

1, 3, 6, 9 — стадии сопряженного развития зародыша и эндосперма. Обозначения те же, что и на рис. 1, 3. Масштабные линейки — 0.03 мм.

образуется покрытый кутикулой бесструктурный слой из агглютинированных остатков содержимого клеток. Окончательно разрушаются клетки гипостазы; на ее месте возникает большая воздушная полость в халазальной части семени (рис. *5, 1*). Второй этап продолжается до образования раннего глобулярного зародыша с эмбриодермой (рис. 3, *11*). Происходит деструкция клеток постамента и внутреннего интегумента (рис. *5, 2*), которые к концу этого этапа разрушаются полностью. Третий этап заканчивается образованием позднего глобулярного зародыша в зрелом семени, разрушением внутренней эпидермы наружного интегумента и формированием семенной кожуры из вытянутых по длине семени клеток его наружной эпидермы (рис. 3, *12, 13*; *5, 3*).

В процессе развития семени происходят изменения и в содержании пластических веществ в разных структурах. Крахмал исчезает из клеток интегументов и появляется в большом количестве (+++) в апикальной части зиготы, интактной синергиде и первичной клетке эндосперма (рис. 3, *1*). В целом снижается реакция на декстрины и белки в тканях семяпочки, сохраняясь на среднем уровне

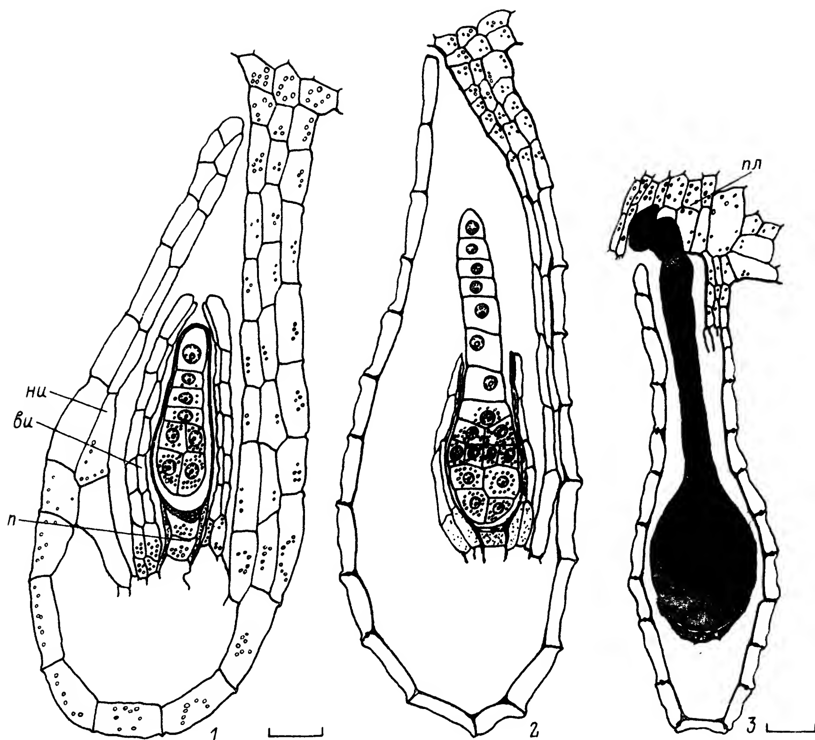


Рис. 5. Отдельные стадии развития семени и динамика различных полисахаридов в его тканях у *Gymnadenia conopsea*.

1 — семя на стадии октантов проэмбрио; *2* — семя на стадии раннего глобулярного зародыша; *3* — зрелое семя (зародыш соответствует стадии, показанной на рис. 3, *12*). Обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабные линейки — 0.03 мм.

содержания в эпидерме нуцеллуса и постаменте вплоть до стадии октантов проэмбрио (рис. 3. *1, 3*; 4, *1, 3, 6*; 5, *1*). Декстрины выявляются в разрушенной синергиде и антиподе (++) (рис. 3, *1*), а белки — также в средней части зиготы и вокруг ядра первичной клетки эндосперма (рис. 4, *1*). Постепенно вещества начинают накапливаться преимущественно в развивающемся зародыше: крахмал — в верхних этажах, производных клетки *ca* (рис. 3, *2—12*; *5*, *12*), а белки — в нижних этажах и подвеске (рис. 4, *2—11*).

Обсуждение

Ранние стадии морфогенеза семяпочки орхидных (инициация зачатка семяпочки на плаценте, его организация и дифференциация структур семяпочки) оставались, как правило, вне поля зрения многих исследователей.

Первые данные о возникновении бугорка семяпочки путем периклинальных делений клеток эпидермы плаценты были получены для орхидных W. Hofmeister (1849, 1861). Однако позже было показано, что периклинальные деления при заложении бугорков семяпочек у орхидных происходят только в клетках субэпидермального слоя плаценты (Schmitz, 1872; Strasburger, 1872, 1879). На основании изучения большого числа растений E. Warming (1878), один из основоположников морфогенетического подхода к исследованию семяпочки, предложил различать 2 основных способа возникновения зачатков семяпочек на плаценте: 1) за счет периклинальных делений клеток субэпидермального слоя, 2) за счет периклинальных делений клеток 3-го слоя плаценты. Кроме того, он

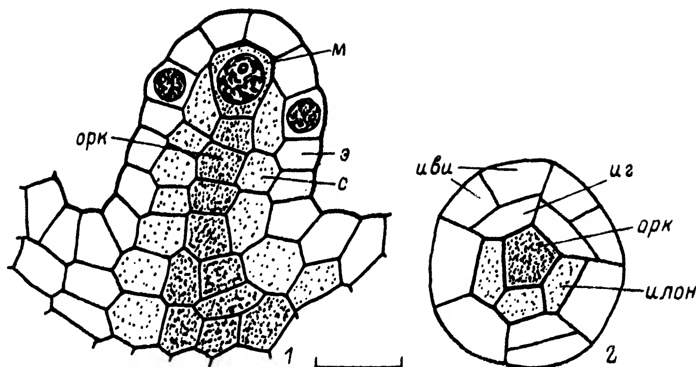


Рис. 6. Зачаток семяпочки у *Listera ovata*.

1 — недифференцированный зачаток семяпочки на продольном срезе; *2* — поперечный срез зачатка семяпочки на стадии образования инициалей внутреннего интегумента, гипостазы, латеральной области нуцеллуса и осевого ряда клеток. *илон* — инициали латеральной области нуцеллуса, *э* — эпидерма, *с* — субэпидерма. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

выделял промежуточный способ — за счет периклинальных делений клеток обоих слоев плаценты. Это представление об инициации семяпочек легло в основу современных исследований. В соответствии с указанными способами были выделены 2 группы зачатков семяпочек — *А* и *Б* (Кордюм, 1967, 1968, 1973, 1978), или 3- и 2-зонные зачатки (Bouman, 1984). При этом клетки эпидермы, а в 3-зонных зачатках семяпочек и клетки субэпидермы делятся сначала только антиклинально. Считается, что 2-зонные зачатки семяпочек в дальнейшем преобразуются в тенуинуцеллятные, а 3-зонные — в крассинуцеллятные (хотя в ряде случаев могут быть и тенуинуцеллятными). Однако, по-видимому, нет четкой связи между способом инициации зачатка семяпочки и типом семяпочки. Более того, принцип, положенный в основу разделения 2- и 3-зонных зачатков семяпочек, на наш взгляд, не является решающим для определения зональности (послойного строения) зачатка семяпочки. При анализе иллюстративного материала, например, по *Begonia squamulosa* (Boesewinkel, De Lange, 1983) и *Canna tuerckheimii* (Grootjen, Bouman, 1988), видно, что подробные данные о ранних стадиях развития семяпочки отсутствуют и лишь констатируется характер делений в том или ином слое плаценты. Наши данные по *Nymphaea gigantea* (Шамров, Винтер, 1991) и *Gymnadenia conopsea* (настоящая статья) показали, как важно не только отметить, в каком слое плаценты начинаются периклинальные деления, но и выявить происхождение слоев зачатка семяпочки. При этом мы считаем, что субэпидермальный и нижележащие слои плаценты не являются прямым продолжением одноименных слоев зачатка семяпочки, а истинное зональное строение зачатка семяпочки выявляется лишь к началу дифференциации в нем основных структур. С этой точки зрения, как показал анализ литературных и собственных данных, для большинства цветковых растений характерны 3-зонные зачатки семяпочек, при этом степень выраженности зон и особенности дифференциации на их базе структур семяпочки могут существенно различаться у разных растений. Мы считаем, что зачаток семяпочки у орхидных состоит из 3 зон — эпидермы, субэпидермы и нижележащих клеток в основании зачатка семяпочки — осевого ряда клеток под археспориальной клеткой. Наиболее вариабельным является субэпидермальный слой. Он сильно редуцируется у большинства орхидных. По нашим предварительным данным, этот слой хорошо прослеживается в зачатке семяпочки *Listera ovata* (L.) R. Br. (рис. 6, *1, 2*), но у *Gymnadenia conopsea* он представлен только археспориальной клеткой. Требуются дополнительные исследования для определения степени редукции субэпидермального слоя у других орхидных.

Семяпочку орхидных определяют как тенуинуцеллятную, с нуцеллусом, состоящим только из эпидермы, окружающей материнскую клетку мегаспор. На основании данных по морфогенезу семяпочки у *G. conopsea* мы пришли к выводу, что в состав соматической части нуцеллуса входит, кроме эпидермы, также постамент — центральная зона нуцеллуса, представленная осевым рядом клеток под зародышевым мешком. В ряде работ (Afzelius, 1916; Савина, 1965; Cocucci, Jensen, 1969; Ekanthappa, Arekal, 1977) было отмечено, что нуцеллус дезорганизуется до оплодотворения. По данным B. Swamy (1949), нуцеллус начинает разрушаться на 2—4-клеточной стадии проэмбрио. В отличие от этих данных результаты нашего исследования показали, что нуцеллус сохраняется до определенной стадии в развитии семени. Клетки нуцеллуса сдавливаются до бесструктурного слоя, покрытого кутикулой: эпидермы нуцеллуса — к стадии октантов проэмбрио, а постамента — к стадии раннего глобулярного зародыша с эмбриодермой. Как постамент, так и эпидерма нуцеллуса являются, вероятно, физиологически активными тканями, о чем свидетельствуют высокий и средний уровни содержания в них общих белков и декстринов, особенно в период формирования зародышевого мешка и на ранних стадиях развития проэмбрио. Однако необходимо отметить, что среди видов обширного сем. *Orchidaceae*, возможно, имеются различия в характере и продолжительности существования нуцеллуса.

На основании специфической, удлиненной формы бугорка семяпочки орхидных, в котором под эпидермой лежит центральный тяж клеток, F. Fagerlind (1937) предложил различать в рамках тенуинуцеллятных семяпочек наряду с симпетальным типом (Sympetaltypus) особый орхидоидный тип (Orchideentypus). Наши детальные данные по генезису семяпочки *G. conopsea* (характер образования осевого ряда клеток, наличие постамента и т. д.) подтвердили специфику морфогенеза семяпочки орхидных. Однако различия между симпетальными и орхидоидными семяпочками являются не столь существенными, чтобы их выделять в самостоятельные типы. Следует указать, что как орхидоидные семяпочки присущи не всем орхидным, так и симпетальные семяпочки характерны не для всех спайнолепестных. Мы предлагаем выделить в тенуинуцеллятном типе семяпочек типичный (симпетальный) и модифицированный (в том числе и орхидоидный) подтипы, а одним из признаков, по которому их можно различать, считать отсутствие или наличие постамента.

Обычно указывают на эпидермальное происхождение интегументов семяпочки орхидных (Савина, 1965; Abe, 1968; Sood, 1986; Sood, Sham, 1987; и др.). Однако начальные стадии развития интегументов не были прослежены. У *G. conopsea* мы наблюдали периклинальные деления эпидермальных клеток, опоясывающих среднюю часть бугорка семяпочки, в результате которых наружу отделяются инициали интегумента. Такие же данные были приведены для *Capsella bursa-pastoris* (Roth, 1957) и *Lilium tigrinum* (Bouman, 1971). Дочерние от эпидермальных клеток, отделяющихся вовнутрь, и их производные, как указывал ранее и F. Bouman (1971), не принимают участия в построении интегумента. Оставалось неясным, в состав какой структуры семяпочки они входят. Для *G. conopsea* мы установили, что внутренние производные эпидермы трансформируются в латеральные клетки гипостазы.

Относительно строения микропиле семяпочки у орхидных полагают, что оно образовано только внутренним интегументом. K. Abe (1972a) показал, что наружный интегумент у *Gymnadenia camtschatica* и *Myrmechis japonica* до оплодотворения вырастает выше внутреннего, однако полагал, что он не участвует в формировании микропиле. Мы считаем, что у *Gymnadenia conopsea* микропиле представлено четкими эндо- и экзостомами, которые разделены полостью, образованной удлиненной апикальной частью наружного интегумента.

В литературе не отмечается наличие гипостазы в семяпочке орхидных, кроме *Cypripedium insigne*, где выделяется одна клетка под мегаспороцитом и зароды-

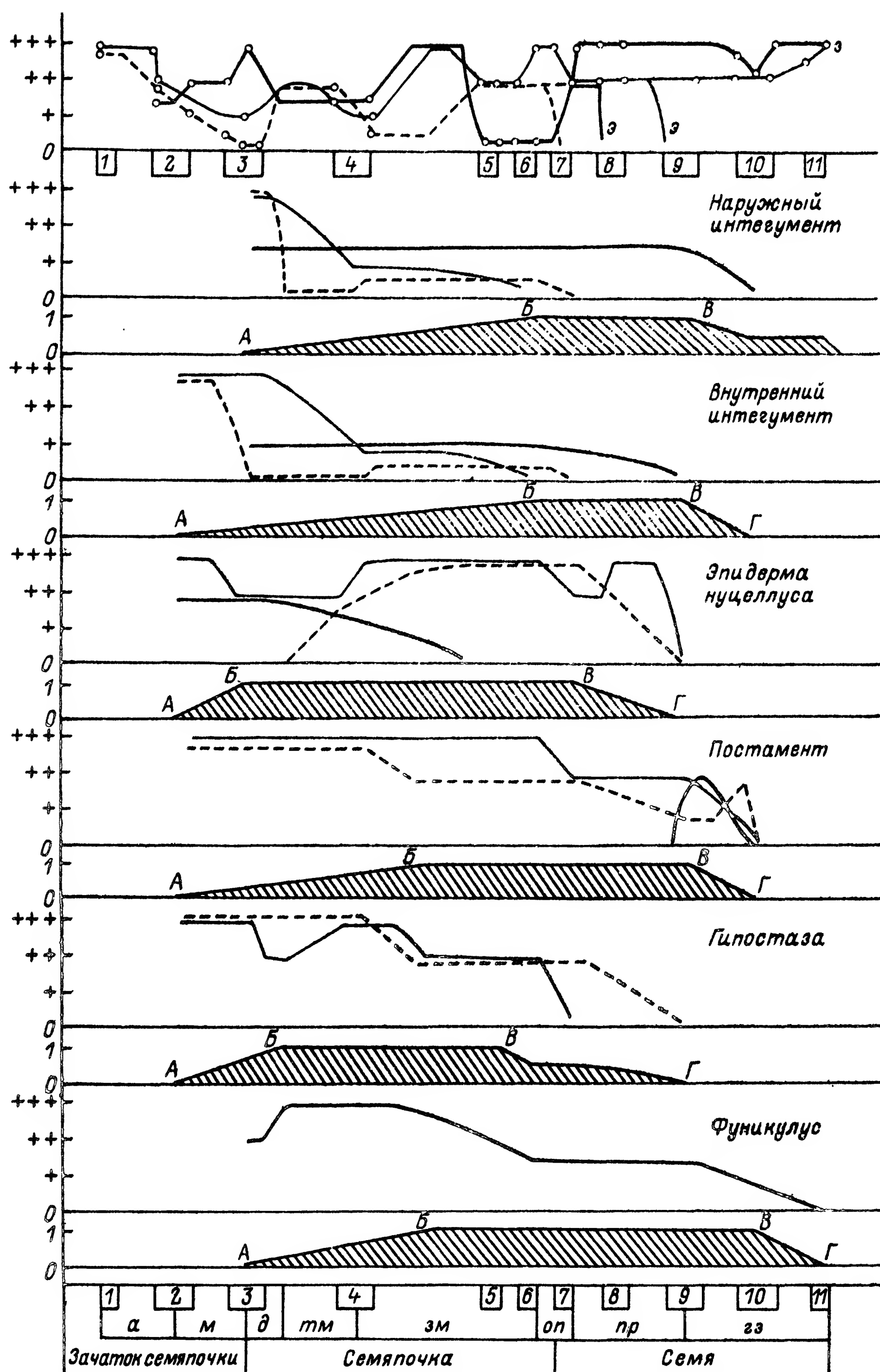
шевым мешком (Поддубная-Арнольди, 1959; Цингер, Поддубная-Арнольди, 1959). Термин «гипостаза» обсуждался нами ранее (Шамров, 1990; Shamrov, 1991; Винтер, Шамров, 1991). Гипостаза представлена чаще всего клетками халазы, а не нуцеллуса, но в ряде случаев — клетками различного происхождения на границе нуцеллуса, интегумента и халазы. У разных видов она различается по строению и продолжительности существования. Гипостаза чаще всего представлена группой клеток, располагающихся в виде пластинки или чаши, при этом их оболочки часто утолщаются, а содержимое клеток заполняется таниноподобными веществами. Структурное и гистохимическое исследование, проведенное нами, показало, что у *G. conopsea* практически вся немногослойная халаза преобразована в гипостазу. Стенки клеток гипостазы не лигнифицированы, однако в них обнаруживается высокая ШИК-положительная реакция на полисахариды. В клетках гипостазы выявляются высокие уровни содержания белков и декстринов на всем протяжении развития, что свидетельствует, вероятно, о высокой физиологической активности гипостазы и ее функции в обеспечении зародышевого мешка метаболитами. В халазальной области семяпочки орхидных формируется воздушная полость, происхождение которой оставалось недостаточно ясным. K. Afzelius (1954) выявил на ранней стадии развития семяпочки крупную клетку, трансформирующуюся после оплодотворения в полость. Некоторые авторы (Carlson, 1940; Maheshwari, Narayanaswamy, 1952; Савина, 1965; Nikiticheva, 1983) полагали, что она образуется за счет разрушения внутренних клеток халазы. В своем исследовании мы уточнили, что воздушная полость в халазальной области семяпочки возникает за счет разрушения клеток гипостазы после выполнения ими функции питания. Образование воздушных полостей в халазальной и микропилярной областях семени, возможно, обусловлено адаптивной эволюцией к анемохорному способу распространения мелких и легких семян орхидных.

Из 30 000 видов орхидных изучен лишь небольшой процент, однако это составляет значительное число видов. В результате имеется довольно отчетливая картина прохождения мегаспоро- и гаметогенеза, особенностей оплодотворения, эндоспермо- и эмбриогенеза. Полученные нами данные по эмбриологии *Gymnadenia conopsea* в главных чертах совпадают с литературными как для этого вида (Hofmeister, 1849; Hildebrand, 1863; Ward, 1880; Guignard, 1886), так и для других представителей рода *Gymnadenia*: *G. albida* (Afzelius, 1916), *G. camtschatica* (Abe, 1972a; Tohda, 1974b) и *G. cucullata* (Tohda, 1974a).

Согласно представлениям Э. С. Терехина (1991), которые мы поддерживаем, типами зародышевых мешков следует считать моно-, би- и тетраспорический, подразделяющиеся на подтипы. Таким образом, зародышевый мешок *G. conopsea* относится к моноспорическому типу, но определение его принадлежности к подтипу представляется затруднительным. Зародышевый мешок этого вида, на наш взгляд, нельзя отнести к подтипу Polygonum. K. Abe (1972b) поместил его в серию G-3a своей классификации. Мы предлагаем ввести новый подтип *Gymnadenia* в рамках моноспорического типа, который характеризуется депрессией халазального полюса и в зрелом состоянии является 5-клеточной структурой с нормально развитыми яйцевым аппаратом, 2-ядерной центральной клеткой и единственной антиподальной клеткой, сохраняющейся до стадии раннего глобулярного зародыша.

Рис. 7. Динамика развития структур и содержания крахмала, декстринов и белков в тканях семяпочки и семени у *Gymnadenia conopsea*.

В верхней части рисунка представлены собственно эмбриональные структуры — от археспориальной клетки до зародыша и эндосперма. *I—II* — критические стадии в развитии семяпочки и семени (объяснение в тексте); *0*, +, ++, +++ — уровни содержания веществ: жирной линией показан крахмал, тонкой — белки, пунктирной — декстрины. *0—I* — уровни развития структур; *А—Г* — относительное время возникновения (*А*), максимального развития (*Б*), начала дегенерации (*В*) и полного исчезновения структур (*Г*); заштрихованный участок — условный объем данной структуры. *а* — археспориальная клетка, *м* — мегаспороцит, *д* — диада, *тм* — тетрада мегаспор, *зм* — зародышевый мешок, *оп* — оплодотворение, *пр* — проэмбрио, *гз* — глобулярный зародыш, *з* — зародыш, *э* — эндосперм. По оси абсцисс — стадии развития, по оси ординат — развитие структур и содержание веществ.



+++
++
+
0
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
э
Наружный интегумент
Внутренний интегумент
Эпидерма нуцеллуса
Постамент
Гипостаза
Фуникулус
А
Б
В
Г
а
м
д
тм
зм
оп
пр
гз
Зачаток семяпочки
Семяпочка
Семя

Структурная основа эндосперма *G. conopsea* типична для цветковых растений: 2 полярных ядра сливаются со спермием, образуя триплоидное первичное ядро эндосперма. В дальнейшем, однако, первичное ядро эндосперма не делится, но длительность его существования — весь период раннего эмбриогенеза — свидетельствует о его несомненной физиологической активности и участии в снабжении питанием интенсивно делящегося проэмбрио. Образование и длительное функционирование первичного ядра эндосперма были отмечены и у других орхидных (Терехин, Камелина, 1972). Мы поддерживаем мнение Э. С. Терехина и О. П. Камелиной (1969) о том, что, несмотря на высокую степень эволюционной редукции эндосперма орхидных, имеется мало оснований говорить о тенденции к полной утрате эндосперма. Крайнюю редукцию эндосперма у орхидных логично рассматривать в комплексе с особенностями других структур семени. Эта связь существует и у *G. conopsea*. 1-ядерная клетка эндосперма у этого вида функционирует в тот период, когда в семени еще есть питательные вещества, и, вероятно, участвует в их абсорбции. Дегенерация эндосперма завершается на стадии раннего проэмбрио и коррелирует с почти полным исчезновением питательных веществ из тканей семени. К этому времени происходит выдвижение подвеска проэмбрио из семени, который в дальнейшем осуществляет контакт с богатыми запасным крахмалом клетками плаценты. На связь редукции эндосперма с интенсивным развитием подвеска указывали и ранее (Терехин, Камелина, 1972; Терехин, 1977; и др.).

Эмбриогенез *G. conopsea* характеризуется закономерной последовательностью делений на ранних стадиях развития проэмбрио и слабой гистогенной дифференциацией глобулярного зародыша в зрелом семени, которая проявляется в хорошо выраженной эмбриодерме и различии апикальной (меристематической) и базальной (состоящей из более крупных паренхимных клеток) зон. Такой уровень редукции тканей зародыша характерен для большой группы орхидных и отражает уровень функциональной специализации к симбиотическому существованию (Терехин, Никитичева, 1968; Терехин, 1977). В литературе указывалось на корреляцию между редукцией эндосперма и редукцией зародыша в семени (Coulter, Chamberlain, 1912; Терехин, Камелина, 1972; Терехин, 1977; и др.), а также особенностями его прорастания в связи с установлением паразитного симбиоза (Терехин, 1977). Очевидно, что потеря зависимости от питательных веществ эндосперма при прорастании зародыша заменяется его зависимостью от микоризного гриба.

Для сравнительного анализа данных по развитию структур семени цветковых нами (Nikiticheva, 1990, 1991) было предложено выделять 6 стадий в развитии семяпочки и семени: 1) семяпочка с мегаспороцитом, 2) семяпочка со зрелым зародышевым мешком, 3) оплодотворенная семяпочка во время первых делений зиготы и эндосперма, 4) семя с глобулярным зародышем, 5) семя с зародышем в начале органогенеза, 6) зрелое семя. У орхидных укорочен период развития семени, сокращены стадии, во время которых у большинства цветковых, например у лотоса (Vasilyeva et al., 1987), происходит дифференциация органов зародыша. Развитие семени у *G. conopsea* заканчивается на 4-й стадии (семя с глобулярным зародышем). На этой стадии в семени отсутствуют эндосперм, нуцеллус и внутренний интегумент. Далее с небольшими морфогенетическими преобразованиями, касающимися в основном строения клеток, формируется зрелое семя. Оно характеризуется небольшим глобулярным зародышем (примерно 40 клеток на продольном срезе), отсутствием эндосперма и тонкой семенной кожурой из одного слоя клеток наружного интегумента.

Для того чтобы углубить понимание функциональных отношений, складывающихся при развитии семени с высокой степенью редукции структур, нами было проведено гистохимическое исследование его развития. Ранее нами (Шамров, 1990) было установлено, что накопление некоторых пластических веществ в семяпочке у *Gentiana cruciata* коррелирует с определенными периодами и

критическими точками (стадиями структурно-функциональной перестройки) в ее развитии и функционированием определенных ее структур. Анализ формирования структур у *G. conopsea* с учетом динамики общих белков и полисахаридов (начиная с зачатка семяпочки и завершая зрелым семенем) показал, что уровни содержания этих веществ специфичны для периодов развития определенных структур семяпочки и семени. На основе этого были выделены следующие критические стадии: 1) зачаток семяпочки с археспориальной клеткой, 2) зачаток семяпочки с мегаспороцитом перед мейозом, 3) семяпочка с мегаспороцитом в начале мейоза, 4) семяпочка с функционирующей мегаспорой, 5) семяпочка со сформированным зародышевым мешком, 6) семяпочка со зрелым зародышевым мешком, 7) семя с зиготой, 8) семя с 2-клеточным проэмбрио, 9) семя с проэмбрио на стадии октантов, 10) семя с ранним глобулярным зародышем, 11) зрелое семя с поздним глобулярным зародышем (рис. 7). Значительно большее число критических стадий у *G. conopsea* по сравнению с растениями, характеризующимися мощным развитием зародыша, эндосперма и всего семени, подтверждает высокую метаболическую активность структур и тканей семени, обеспечивающих развитие зародыша, несмотря на высокую степень редукции этих структур.

Суммируя полученные нами результаты с анализом литературных данных, можно отметить, что большинство признаков, установленных для *G. conopsea*, совпадают с признаками, характерными для сем. *Orchidaceae.* Однако в ходе развития семяпочки и семени у *G. conopsea* обнаружены интересные особенности, не описанные ранее у орхидных, которые дополняют характеристику семейства и дают стимул к исследованию и переисследованию эмбриологии других видов. На основе структурно-гистохимического исследования выявлены корреляции структур и критические стадии в процессе развития семяпочки—семени, которые позволяют углубить наше понимание структурно-функциональных взаимосвязей. Эти данные могут явиться основой для экспериментальных исследований — выращивания семяпочек и семян в культуре in vitro для получения полноценных растений в связи с репатриацией орхидных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Винтер А. Н., Шамров И. И. Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Nuphar lutea (Nymphaeaceae)* // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 74—86. — *Дженсен У. А.* Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с. — *Кордюм Е. Л.* Цитоэмбриология семейства зонтичных. Киев: Наукова думка, 1967. 176 с. — *Кордюм Е. Л.* Особенности раннего онтогенеза семяпочки с различным типом археспория у ряда представителей покрытосеменных // Цитология и генетика. 1968. Т. 2. № 5. С. 415—428. — *Кордюм Е. Л.* Особенности дифференциации и филогенетическое значение женского археспория покрытосеменных // Эмбриология покрытосеменных растений. Кишинев: Штиинца, 1973. С. 24—33. — *Кордюм Е. Л.* Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев: Наукова думка, 1978. 219 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Исследование эмбриональных процессов у некоторых орхидей на живом материале // Тр. Гл. бот. сада АН СССР. 1959. Т. 6. С. 49—89. — *Савина Г. И.* Оплодотворение у орхидных (*Orchidaceae*): Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1965. 129 с. — *Савина Г. И., Поддубная-Арнольди В. А.* Семейство *Orchidaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1990. Т. 5. С. 172—179. — *Терехин Э. С.* Паразитные цветковые растения. Л.: Наука, 1977. 219 с. — *Терехин Э. С.* Проблемы эволюции онтогенеза семенных растений // Тр. БИН. 1991. Вып. 2. — *Терехин Э. С., Камелина О. П.* Эндосперм *Orchidaceae* (к вопросу о редукции) // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 5. С. 657—666. — *Терехин Э. С., Камелина О. П.* Эндосперм *Habenaria linearifolia* Maxim. и *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 11. С. 1373—1383. — *Терехин Э. С., Никитичева З. И.* Постсеменное развитие паразитных Angiospermae. Метаморфоз // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 1. С. 39—57. — *Цингер Н. В., Поддубная-Арнольди В. А.* Применение гистохимической методики к изучению эмбриональных процессов у орхидей // Тр. Гл. бот. сада АН СССР. 1959. Т. 6. С. 90—169. — *Шамров И. И.* Семяпочка *Gentiana cruciata (Gentianaceae)*: структурно-функциональные аспекты развития // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1363—1379. — *Шамров И. И., Винтер А. Н.*

Развитие семяпочки у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria (Nymphaeaceae)* // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1072—1083. — *Abe K.* Contributions to the embryology of the family *Orchidaceae*. III. Development of the embryo sac in *Cremastra appendiculata* // Sci. Repts Tôhoku Univ. Ser. 4 (Biol.). 1968. Vol. 34. N 2. P. 119—123. — *Abe K.* Contributions to the embryology of the *Orchidaceae*. VI. Development of the embryo sac in 15 species of orchids // Sci. Repts Tôhoku Univ. Ser. 4 (Biol.). 1972a. Vol. 36. N 3. P. 135—178. — *Abe K.* Contributions to the embryology of the family *Orchidaceae*. VII. A comparative study of the orchid embryo sac // Sci. Repts Tôhoku Univ. Ser. 4 (Biol.). 1972b. Vol. 36. N 3. P. 179—201. — *Afzelius K.* Zur Embryosackentwicklung der Orchideen // Svensk Bot. Tidskr. 1916. Bd 10. H. 2. S. 183—227. — *Afzelius K.* Embryo sac development in *Epipogium aphyllum* // Svensk Bot. Tidskr. 1954. Bd 48. H. 2. S. 513—520. — *Boesewinkel F., De Lange A.* Development of ovule and seed in *Begonia squamulosa* Hook. F. // Acta Bot. Neerl. 1983. Vol. 32. N 5/6. P. 417—425. — *Bouman F.* The application of tegumentary studies to taxonomic and phylogenetic problems // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1971. Bd 84. H. 3-4. S. 169—177. — *Bouman F.* The ovule // Embryology of Angiosperms. Berlin et al.: Springer-Verlag, 1984. P. 123—157. — *Carlson M. C.* Formation of the seed of *Cypripedium parviflorum* // Bot. Gaz. 1940. Vol. 102. P. 295—301. — *Cocucci A. E., Jensen W. A.* Orchid embryology: the mature megagametophyte of *Epidendrum scutella* // Kurtziana. 1969. Vol. 5. P. 23—38. — *Coulter J. M., Chamberlain C. J.* Morphology of the Angiosperms. N. Y.: Appleton and Co, 1912. 348 p. — *Ekanthappa K. G., Arekal G. D.* A contribution to the embryology of *Cirrhopetalum fimbriatum* Lindl. // Proc. Indian Acad. Sci. B. 1977. Vol. 86. N 4. P. 211—216. — *Fagerlind F.* Embryologische, zytologische und bestäubungsexperimentelle Studien in der Familie *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme // Acta Horti Berg. 1937. Bd 11. H. 9. S. 195—470. — *Grootjen C. J., Bouman F.* Seed structure in *Cannaceae*: taxonomic and ecological implications // Ann. Bot. 1988. Vol. 61. P. 363—371. — *Guignard L.* Sur les effets de la pollinisation chez les Orchidées // C. r. Acad. Sci. (Paris). 1886. T. 103. P. 219—221. — *Hildebrand F.* Die Fruchtbildung der Orchideen. Ein Beweis für die doppelte Wirkung des Pollens // Bot. Ztg. 1863. Bd 44. S. 21. — *Hofmeister W.* Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen, eine Reihe mikroskopischer Untersuchungen. Leipzig, 1849. 89 S. — *Hofmeister W.* Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. 2. Monokotyledon // Abhandl. Köngl. Sächs. Ges. Wiss. 1861. Bd 7. S. 629—760. — *Maheshwari P., Narayanaswamy S.* Embryological studies on *Spiranthes australis* Lindl. // J. Linn. Soc. Bot. (London). 1952. Vol. 53. P. 474—486. — *Nikiticheva Z. I.* The suspensor structure in some Angiosperms // Fertilization and embryogenesis in ovulated plants. Bratislava, 1983. P. 279—282. — *Nikiticheva Z. I.* Dynamics of seed structures development in Angiosperms // Abstrakt. XI Int. symp. «Embryology and seed reproduction». Leningrad, USSR, 1990. P. 112. — *Nikiticheva Z. I.* Dynamics of seed structures development in Angiosperms // Proc. XI Int. symp. «Embryology and seed reproduction». Leningrad, USSR, 1991. P. 391—392. — *Roth I.* Die Histogenese der Integumente von *Capsella bursa-pastoris* und ihre morphologische Bedeutung // Flora. 1957. Bd 145. S. 212—235. — *Schmitz F.* Die Blüten-Entwicklung der Piperaceen // Hanstein' Bot. Abh. 1872. Bd 2. S. 1—74. — *Shamrov I. I.* Structural and functional aspects of ovule development in some flowering plants // Proc. XI Int. symp. «Embryology and seed reproduction». Leningrad, USSR, 1991. P. 501—502. — *Sood S. K.* Gametogenesis, integuments initiation and embryogeny in three species of *Habenaria (Orchidaceae, Orchideae)* // Proc. Indian Acad. Sci. B. 1986. Vol. 96. N 6. P. 487—494. — *Sood S. K., Sham N.* Gametophytes, ontoembryogeny and pericarp of *Phynchostylis retusa* Blume (*Epidendreae, Orchidaceae*) // Phytomorphology. 1987. Vol. 37. N 4. P. 307—316. — *Strasburger E.* Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena: Fischer, 1872. 135 S. — *Strasburger E.* Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena: Fischer, 1879. 173 S. — *Swamy B. G. L.* Embryological studies in the *Orchidaceae*. I. Gametophytes. II. Embryogeny // Amer. Midl. Naturalist. 1949. Vol. 41. N 1. P. 184—232. — *Tohda H.* Development of the embryo of *Gymnadenia cucullata* // Sci. Repts Tôhoku Univ. Ser. 4 (Biol.). 1974a. Vol. 37. P. 71—77. — *Tohda H.* Embryological studies of *Gymnadenia camtschatica* // Sci. Repts Tôhoku Univ. Ser. 4 (Biol.). 1974b. Vol. 37. P. 79—87. — *Vasilyeva V. E., Batygina T. B., Titova G. E.* Morpho-physiological correlations in the development of the reproductive structures of *Nelumbo nucifera* Gaertn. // Phytomorphology. 1987. Vol. 37. N 4. P. 349—357. — *Ward H. M.* On the embryo sac and development of *Gymnadenia conopsea* // Quart. J. Micr. Sci. 1880. Vol. 20. P. 1—18. — *Warming E.* De l'ovule // Ann. Sci. Nat. Ser. 6. 1878. T. 5. P. 175—266.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук
Санкт-Петербург

Получено 23 V 1991

УДК 581.8 : 581.4 : 581.717 © Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 4

Б. Ж. Кульбаева

ПОВЕРХНОСТНАЯ СТРУКТУРА СЕМЯН ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *SAXIFRAGACEAE*

B. Zh. KULBAEVA. THE SEED STRUCTURE SURFACE IN REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *SAXIFRAGACEAE*

Изучена скульптура поверхности семян камнеломковых с применением сканирующего электронного микроскопа. Макроморфология поверхности (первичная скульптура) обусловливается характером наружной периклинальной стенки (НПС), которая бывает ровной, выпуклой, с образованием разных выростов или вогнутой до полного западания. Клетки экзотесты с поверхности могут быть изодиаметрическими или вытягиваться вдоль или поперек длинной оси семени, а также быть однородными на всей поверхности или различающимися (клетки рафе, антирафе, вокруг микропиле). Макроморфология семени определяется и по характеру антиклинальных стенок (АС). Немаловажную роль в формировании скульптуры поверхности играет кутикула. Для камнеломковых характерным является отложение мощного слоя кутикулы, гладкой, складчатой или морщинистой, либо образующей различные выросты.

Работа является продолжением изучения структуры семян камнеломковых (Кульбаева, 1992). Применение сканирующего электронного микроскопа в анатомических исследованиях позволяет получить огромный информационный материал и дополнительные диагностические признаки, которые могут быть использованы в систематике и филогении отдельных таксонов.

Впервые на значение признаков поверхности семян для систематики камнеломковых указал G. Ritter (1910). По данным, полученным на световом уровне, он составил ключ для определения видов рода *Saxifraga* и попытался установить единый тип поверхности для нескольких родов. В более поздних работах (Kaplan, 1976; Conolly, 1976) макроморфология семян описана для 15 видов *Saxifraga*; для родов *Boykinia, Peltoboykinia, Suksdorfia* подобные данные используются при определении межродовых и секционных границ (Cornall, Bruce, 1985). K. Kaplan, M. Strochschneider (1984), исследовав поверхность семян рода *Chrysosplenium* (27 видов), выявили комплекс признаков, имеющих, по их мнению, таксономическую ценность для рода в целом.

Полученные нами предварительные данные (Кульбаева, 1988а, б) подтверждают необходимость изучения поверхности семян камнеломковых для выявления диагностических признаков.

Материал и методика

Изучены семена 137 видов из 17 родов семейства, полученные из коллекции отдела Ботанический сад (открытый грунт, горки), Гербария, Ботанического музея Ботанического института им. В. Л. Комарова.

Список исследованных видов (см. таблицу) составлен по системе Engler (1930), с использованием данных монографических обработок отдельных родов (Борисова, 1956; Engler, 1872; Henry, 1902; Rosendahl, 1914; Rosendahl et al., 1936; Hara, 1957; Calder, Savile, 1959; Taylor, 1965; Cornall, Bohm, 1985).

Семена исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа марки Jeol-35C по стандартной методике: семена наклеивали (клеем «Момент») на латунные столики размером 1 × 1 см, напыляли золото.

Для описания поверхности семян использовали терминологию N. Barthlott (1981), который выделяет первичную и вторичную скульптуру поверхности. Первичная скульптура характеризует макроморфологию поверхности и определяется формой клеток экзотесты, их очертанием, кривизной наружной периклинальной стенки, характером антиклинальных стенок (АС), рельефом

Список изученного материала

Исследованные таксоны	Место сбора материала
Saxifragaceae Juss.	
1. *Saxifraga* L.	
Секц. *Boraphyla* Engl.	
S. nudicaulis D. Don	Сибирь
S. davurica Willdt.	Чита
S. tenuis H. Smith	Полярн. Урал
S. punctata L.	Сибирь
S. reniformis Ohwi	Д. Восток
S. sachalinensis Fr. Schmidt	Д. Восток*
S. pensylvanica L.	Китай
S. manchuriensis (Engl.) Kom.	Сев. Америка
S. nivalis L.	Китай*
S. japonica Boiss.	Якутия
S. hieracifolia Waldst. et Kit.	Япония
S. atrata Engl.	Монголия
S. fusca Maxim.	Япония
Секц. *Hirculus* Tausch	
S. flagellaris Willd et Sternb.	Монголия
S. setigera Pursch	Ср. Азия
S. bonatiana L.	Китай
S. hirculus L.	Ср. Азия
S. flagrans H. Smith	Китай
Секц. *Robertsonia* Haw.	
S. geifolia B. Balf.	Китай
Секц. *Miscopetalum* Tausch	
S. coriifolii (Somm. et Levier) Grossh.	Кавказ
S. repanda Willd. ex Sternb.	Кавказ
S. rotundifolia L.	Кавказ
Секц. *Cymbalaria* Griseb.	
S. cymbalaria L.	Ср. Азия
Секц. *Tridactylites* Haw.	
S. tridactylites L.	Ср. Азия
S. adscendens L.	Ср. Азия
Секц. *Nephrophyllum* Gaud.	
S. irrigua Bieb.	Кавказ*
S. cernua L.	Ср. Азия
S. sibirica L.	Ср. Азия
Секц. *Dactyloides* Tausch	
S. caespitosa L.	Полярн. Урал
S. moschata Wilf.	Кавказ*
S. adenophora C. Koch.	Кавказ
S. exarata Vill.	Кавказ
S. ajugifolia Lap.	Альпы*
S. androsacea L.	Сибирь
S. gemmifera Pers.	Альпы*
S. continentalis (Engl. et Irmsch.) D. A. Webb.	Япония
Секц. *Trachyphyllum* Gaud.	
S. bronchialis L.	Маньчжурия

S. spinulosa Adam	Арктика
S. stellerana Merk. ex Ser.	Якутия
Секц. *Kabschia* Engl.	
S. juniperifolia Adam	Кавказ*
Секц. *Euaizoonia* Schott	
S. cartilaginea Willd.	Кавказ*
S. kolenatiana Regel	»
S. cotyledon L.	Альпы*
S. paniculata Mill.	»
S. hostii Tausch	Гималаи*
Секц. *Porphyrion* Tausch	
S. oppositifolia L.	Сибирь
S. asiatica Hayek	Бурятия
Секц. *Xantizoon* L.	
S. aizoides L.	Сибирь
Секц. *Diptera* Borkh.	
S. cortusifolia Sieb. et Zucc.	Маньчжурия
S. fortunei Hook. f.	Япония
2. *Chrysosplenium* L.	
Сер. *Ovalifolia* Maxim.	
C. uniflorum Maxim.	Япония
C. axillare Maxim.	Китай
C. thianschanicum Krasn.	Джунгария
C. ovalivolium Bieb. ex Bunge	Япония
Секц. *Alternifolia* Maxim.	
C. nudicaule Bunge	Сибирь
C. sedakowii Turcz.	Монголия
C. japonicum Makino	Корея
C. tetrandum Th. Fries	Сибирь
C. peltatum Turcz.	Сибирь
C. alternifolium L.	Сибирь
Сер. *Lanuginosa* Hara	
C. lanuginosa Hook.	Китай
Сер. *Petaloidea* Franch.	
C. davidianum Decne.	Китай
Сер. *Macrophylla* Franch.	
C. macrophyllum Olivier	Китай
Сер. *Valdivica* Maxim.	
C. valdivicum Hook.	Китай
Секц. *Oppositifolia* Maxim.	
C. oppositifolium L.	Китай**
Сер. *Delavaya* Hara	
C. delavaya Franch.	Китай
C. baicalense Maxim.	Сибирь
Сер. *Nepalense* Maxim.	
C. grayanum Maxim.	Япония

C. nipponicum Franch. et Savat.	Япония
C. nepalense D. Don.	Вост. Индия
C. macrocarpum Cham.	Южн. Америка
Сер. *Sinica* Maxim.	
C. pseudofauriei Lévl.	Сибирь
Сер. *Macrostemon* Hara	
C. echinus Maxim.	Япония
C. fauriae Franch.	Япония
C. macrostemon Maxim.	Япония
C. discolor Franch.	Япония
Сер. *Pilosa* Maxim.	
C. villosum Franch.	Китай
C. vidalii Franch.	Япония
C. album Maxim.	Япония
C. maximowiczii Franch. et Savat.	Япония
Сер. *Flagellifera* Maxim.	
C. flagelliferum Fr. Schmidt	Маньчжурия
3. *Heuchera* L.	
Секц. *Euheuchera* Torr. et A. Gray	
H. americana L.	Южн. Каролина**
H. hispida Hook.	Орегон**
Секц. *Heruchea* Torr. et A. Gray	
H. pubescens Pursh	Сев. Америка*
H. richardsonii R. Br.	Сев. Америка*
Секц. *Rhodoheuchera* Rosend.	
H. acutifolia Rose	Мексика
Секц. *Holochloa* Nutt.	
H. cylindrica Dougl.	Колумбия*
Секц. *Heucherella* Torr. et A. Gray	
H. macrophylla Lodd.	Сев. Америка**
4. *Tolmiea* Torr. et A. Gray	
T. menziesii Torr. et A. Gray	Сев. Америка
5. *Mitella* L.	
Секц. *Eumitella* Rosend.	
M. trifida Grah.	Сев. Америка
M. diphylla L.	Канада
Секц. *Mitellastra* Walp.	
M. nuda L.	Канада
M. pauciflora Rosend.	Япония
M. japonica Sib. et Zucc.	Япония
M. acerina Makino	Япония
M. pentandra Hook.	Сев. Америка

6. *Lithophragma* Torr. et A. Gray	
L. affine A. Gray	Южн. Америка
L. scabrella-L. bolandery A. Gray	Сев. Америка
L. heterophyllum Nutt.	Южн. Америка
L. tenellum Torr. et A. Gray	Сев. Америка
L. symbalaria Torr. et A. Gray	Южн. Америка
7. *Tellima* R. Br.	
T. grandiflora R. Br.	Аляска
8. *Tiarella* L.	
Секц. *Eutiarella* Torr. et A. Gray	
T. cordifolia L.	Сев. Америка
Секц. *Anthonema* Nutt.	-
T. unifoliata Hook.	Калифорния
T. trifoliata L.	Канада
T. laciniata Hook.	Аляска
T. polyphylla D. Don	Непал
9. *Bergenia* Moench.	
Секц. *Crassifolia* Boriss.	
B. crassifolia (L.) Fritisch.	Гималаи
B. pacifica Kom.	Усс. край*
Секц. *Intermediae* Boriss.	
B. delavaya (Franch.) Engl.	Гималаи*
Секц. *Ciliate* Boriss.	
B. strachey Engl.	Гималаи*
B. hymalaica Boriss.	»
B. ciliata Sternb.	»
10. *Boykinia* Nutt.	
Секц. *Boykinia* Nutt.	
B. aconitifolia Nutt.	Сев. Америка
B. rotundifolia Parry.	Сев. Америка
B. lycoctonifolia Engl.	Япония
B. major A. Gray	Сев. Америка
B. elata Greene	Канада
11. *Suksdorfia* A. Gray	
S. violacea A. Gray	Орегон
12. *Bolandra* A. Gray	
B. oregana Wats.	Сев. Америка
13. *Zahlbrucknera* Rchb.	
Z. paradoxa Rchb.	Австрия
14. *Peltoboykinia* (Engl.) Hara	
P. tellimoides (Maxim.) Hara	Япония Гималаи

15. *Astilbe* Buch.-Ham. ex × ×D. Don	
A. thunbergii Miq.	Япония
A. longicarpa Hayata	Тайвань
A. rivularis Buch.-Ham.	Китай
A. chinensis Franch. et Savat.	Маньчжурия
A. simplicifolia Makino	Япония
A. japonica (Morr. et Decne) A. Gray	Филиппины
A. phylippinensis Henry	Филиппины
A. caudata L.	Сев. Америка
A. decandra D. Don	Сев. Америка
16. *Rodgersia* A. Gray	
R. podophylla A. Gray	Корея
R. sambucifolia Hemsl.	Корея
R. peltata Franch.	Корея
R. pinnata Franch.	Китай
R. aesculifolia Batal.	Китай
17. *Astilboides* Engl.	
A. tabularis (Hemsl.) Engl.	Гималаи*

Примечание. * — отмечены семена, собранные в открытом грунте; ** — семена, полученные из Музея; остальные — семена из Гербария.

клеточных границ; вторичная — микроморфологию поверхности и определяется скульптурой кутикулы, а также эпикутикулярными выделениями (воск). Исходя из особенностей строения клеток экзотесты семян камнеломковых, мы предложили термины: для обозначения формы выроста наружной периклинальной стенки (НПС) — бугорок, сосочек, шип, волосок, борозда; для характеристики выростов наружной кутикулы — микроборозда, микрососочек, микрогорошина. Выросты НПС, характерные для изодиаметрических клеток (бугорок, сосочек, шип, волосок), радиально вытянутые и различаются по высоте относительно высоты АС: бугорок — высота выроста НПС меньше высоты АС, сосочек — высота выроста НПС равна высоте АС, шип — высота выроста НПС больше высоты АС, волосок — высота выроста НПС во много раз превышает высоту АС. Вырост НПС удлиненных клеток поверхности (борозда) низкий, продольно вытянутый в виде валика вдоль клетки. Выросты кутикулы не имеют полостей и не связаны с размерами клеток экзотесты: микрогорошины и микрососочки — радиально вытянутые выросты, микроборозды — продольно вытянутые выросты.

Для описания поверхности важным признаком является направление вытягивания клеток экзотесты относительно длинной оси семени. За длинную ось принимается расстояние между микропилярным и халазальным концами семени.

Результаты

Скульптура поверхности семян является объемным отображением поверхности клеток экзотесты и у камнеломковых определяется очертанием клеток экзотесты с поверхности, их формой, рельефом НПС и характером АС. При большом разнообразии строения поверхности семян среди 137 исследованных видов нам удалось выделить общие признаки.

Клетки экзотесты вытянутые вдоль (см. таблицу-вклейку, *1*) или поперек (*2*) длинной оси семени, либо изодиаметрические (*3*). АС могут быть прямыми (*4*), извилистыми (*5*). Извилистость U-образная. АС не видны из-за толстого

слоя кутикулы (*6*). Рельеф границ соседних АС в форме валика (*5*), бусинок (*7*), поперечных складок (*4*) или ровный (*8, 9*).

Характер кривизны — один из самых важных признаков, по которому определяется разнообразие скульптурированности поверхности семени. Клетки наружной эпидермы могут иметь ровную НПС (*4*), выпуклую (*9, 10*), вогнутую до полного западания (*11*); наружная периклинальная стенка клеток экзотесты вытягивается радиально, образуя на поверхности семени выросты в виде бугорка (*6, 12*), сосочка (*13*), шипа (*14*), волоска (*15*), борозды (*16*).

У одних видов поверхность слагается однообразными по форме клетками, у других — разнообразными, из-за чего скульптура поверхности рафе, антирафе и микропиле может отличаться от скульптуры остальной поверхности. У видов родов *Heuchera* и *Tolmiea* выделяется группа клеток на антирафе — центральная группа клеток антирафе (*14*) (Кульбаева, 1988б), у которой выросты НПС отличаются от таковых на остальной поверхности семени. Это могут быть сосочки, усеченные сосочки или бугорки, в то время как на всей поверхности выросты имеют вид шипов. Клетки рафе могут быть удлиненными, вытянутыми вдоль длины семени, а на всей поверхности они изодиаметрические; НПС клеток рафе остается выпуклой, тогда как другие клетки поверхности образуют выросты; НПС клеток рафе может иметь выросты, но они будут различаться по характеру и выраженности (бугорки или сосочки на рафе, шипы на поверхности семени). АС клеток рафе остаются ровными при извилистых клеточных стенках основной поверхности.

Микропиле формируется одинаковыми или разнородными клетками. Первые могут быть бокаловидными (см. таблицу-вклейку, *17*), мелкими, с шипами (*18*), удлиненными, радиально вытянутыми, с приподнятыми концами (*19*), мелкими изодиаметрическими, расположенными в виде погруженной полусферы (*20*). Иногда микропиле образовано тремя типами клеток — катушковидными, валиковидными и изодиаметрическими (*21*). По форме микропиле может быть Т-образным (*22*), щелевидным (*23*), воронковидным (*24*), точечным (*18*).

Микроморфология семян обусловлена скульптурой кутикулы и воска. Для семейства *Saxifragaceae* является характерным образование довольно толстого слоя кутикулы, особенно у родов *Chrysosplenium, Boykinia* и *Saxifraga.* Кутикула может быть гладкой (*5*), морщинистой (*3*), складчатой (*4, 9, 12*). Складчатость бывает мелкой (*16*), крупной (*14*), однотипной (*4*) или разноскладчатой (*12*); иногда на границах клеток складки формируются в направлении, противоположном направлению их клеток на всей поверхности.

У семян рода *Chrysosplenium* кутикула образует выросты — микрососочки. Они обнаружены у большинства исследованных видов (у 23 из 31) и очень различны по форме, величине и локализации на поверхности. По форме бывают выросты в виде одиночных или расположенных группами палочек со сросшимися верхушками (*25*), трихом с «головкой» и «ножкой» (*26*), микрогорошин (*28*). Чем больше размеры выростов, тем меньше их на поверхности семени. Располагаются они беспорядочно, покрывая всю поверхность семени густо (*27*) или редко (*26*), иногда встречаются только на антиклинальных стенках (*C. nipponicum*). У трихом ножка может быть длинной или совсем короткой, головка выделяется четко или слегка выражена. Палочки раскиданы по всей поверхности семени (*25*) или завершают каждый бугорок (*29*). У *C. oppositifolia* они располагаются продольными рядами вдоль длинной оси семени, образуя ребра. Микрогорошины также локализуются по-разному, что делает поверхность семени живописной. Так, у *C. album* (*19, 30*) микрогорошины покрывают поверхность семени равномерно и беспорядочно, а на бугорках — очень густо, благодаря чему они хорошо выделяются на общем фоне. У *C. discolor* микрогорошины располагаются редко, в правильных поперечных рядах (*28*), а у *C. flagellaris* поверхность между такими же рядами крупных микрогорошин плотно покрыта мелкими микрогорошинами. У одного вида могут встречаться выросты разной

формы. Так, микрогорошины сочетаются у *C. flagellaris* с трихомами на короткой ножке, а у *C. villosum* — с палочками на верхушках бугорков. По нашему мнению, форма выроста зависит от его размеров; наиболее мелкие микрогорошины вытягиваются, образуя палочки, те в свою очередь, увеличиваясь в размерах, дифференцируются на головку и ножку. У семян рода *Astilbe* кутикула образует поперечные микробороздки, придающие семенам поперечную исчерченность (*31*). У *Tiarella* кутикула в виде звездочек (*32*). Эпикутикулярные образования у представителей сем. *Saxifragaceae* состоят из воска. Он откладывается в виде хлопьев у *Heuchera, Tolmiea* (Кульбаева, 1988б) и у *Saxifraga* (*33, 34*).

В заключение следует сказать, что у большинства исследованных представителей семейства семена имеют скульптурированную поверхность, проявляется тенденция к вытягиванию наружной периклинальной стенки. Гладкая поверхность образуется у семян, кутикула которых маскирует ее, откладываясь мощным слоем. Для видов рода *Chrysosplenium* характерно формирование выростов — микрососочков, что ставит этот род в семействе в изолированное положение.

В результате изучения семян камнеломковых мы обнаружили много новых признаков. Диагностическая ценность каждого отдельного признака может быть важной для описания вида. Для характеристики таксонов более высокого ранга необходим комплекс признаков, обусловливающих тип поверхности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова А. Г. Бадан (*Bergenia* Moench.), его систематика и хозяйственное значение // Тр. БИН АН. Растительное сырье. 1956. Сер. 5. Вып. 4. С. 297—339. — *Кульбаева Б. Ж.* Анатомо-морфологическая характеристика некоторых представителей родов *Heuchera* и *Tolmiea* (*Saxifragaceae*) // Бот. журн. 1988а. Т. 73. № 8. С. 1120—1126. — *Кульбаева Б. Ж.* Развитие семенной кожуры и скульптура поверхности семян рода *Saxifraga* L. // Тр. 2-й молод. конф. ботаников Ленинграда. Ч. 3. Л., 1988б. БИН. — *Barthlott W.* Epidermal and seed surface characters of plants systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—355. — *Calder J. A., Savile B. B.* Studies in *Saxifragaceae*. I. The *Heuchera cylindrica* complex in and adjacent to British Columbia // Brittonia. 1959. Vol. 11. N 2. P. 19—67. — *Conolly A.* Use of the scanning electron microscope for the identification of seeds, with special reference to *Saxifraga* and *Papaver* // Folia quatern. 1976. N 47. P. 759—768. — *Engler A.* Monographie der Gattung *Saxifraga* // Breslau. 1872. Bd 4. 292 S. — *Engler A. Saxifragaceae // A. Engler, K. Prantl.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1930. 2 Aufl. 18a. 189 S. — *Cornall R. J., Bruce A. B.* A monograph of *Boykinia, Peltoboykinia, Bolandra* and *Suksdorfia* // Bot. J. Linn. Soc. 1985. Vol. 90. N 1. P. 1—71. — *Hara H.* Sinopsis of the genus *Chrysosplenium* L. (*Saxifraga-ceae*) // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. 1957. Sect. 3. Vol. 7. P. 1—90. — *Henry A.* The genus *Astilbe* // Gard. Chron. 1902. Vol. 32. P. 95. 154—156, 171. — *Kaplan K.* Embryologie und Systematic der Gattung *Saxifraga* L. // Bot. Jahrb. 1976. Bd 97. H. 1. S. 61—71. — *Kaplan K., Strochschneider M.* Micromorphologisce Untersuchungen an Samenoberflächen in der Gattung *Chrysosplenium* // Bot. J. Syst. 1984. Vol. 104. N 4. P. 469—482. — *Ritter G.* Die Systematische verwestbarkeit des anatomischen Baues von Fruchten und Samen // Beih. Bot. Centrblat. 1910. Bd 26. Abt. 2. S. 132; 134—135; 147—148. — *Rosendahl C. O.* A revision of genus *Mitella* with discussion of geographic distribution and relationships // Bot. Jahrb. 1914. Vol. 50. P. 375—397. — *Rosendahl C. O., Butters F. K., Lakela O.* A monograph of genus *Heuchera* // Minnesota Stud. Pl. Sci. 1936. Vol. 2. P. 1—176. — *Taylor R.* The genus *Lithophragma* (*Saxifragaceae*) // Univ. Calif. Publ. Bot. 1965. Vol. 37. P. 1—122.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук
Санкт-Петербург

Получено 14 IX 1990

УДК 582.912.42 © Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 4

М. Т. Мазуренко

ОНТОГЕНЕЗ *EPIGAEA GAULTHERIOIDES* (*ERICACEAE*) В АДЖАРИИ

M. T. MAZURENKO. THE ONTOGENY OF *EPIGAEA GAULTHERIOIDES* (*ERICACEAE*) IN ADJARIA

Исследован онтогенез редкого эндемика Аджарии *Epigaea gaultherioides* (Boiss. et Bal.) Takht. Выделено 2 периода. Ветвеукоренение дает возможность активного вегетативного расселения этого кустарничка.

Epigaea gaultherioides (Boiss. et Bal.) Takht. (*Ericaceae*) является редчайшим эндемиком Колхиды. Это древнее реликтовое растение очень давно утратило связь со своими сородичами. Кроме эпигеи гаультериевидной, известны 2 вида этого рода — эпигея азиатская (*E. asiatica* Maxim.) с локальным ареалом на севере Японии и эпигея ползучая *E. repens* L., широко распространенная в восточной части Северной Америки, от Саскачевана и Ньюфаундленда на севере и до Флориды на юге. А. Л. Тахтаджян и А. А. Яценко-Хмелевский (1946) указывают на сходство этих отдаленных географически видов. Все виды — ползучие кустарнички с опушенными побегами и листьями, но эпигею гаультериевидную отличает от 2 других лишь один терминальный цветок, тогда как эпигеи азиатская и ползучая имеют головчатые малоцветковые соцветия с 3—5 более мелкими по сравнению с эпигеей гаультериевидной цветками. Благодаря последней особенности эпигея гаультериевидная долгое время многими ботаниками начиная с E. Boissier (1873), G. Bentham и J. Hooker (1873), Н. И. Кузнецова (1909) и других исследователей причислялась к монотипному роду орфанидезия — *Orphanidesia* Boiss. et Balansa. А. Л. Тахтаджян (1941) установил принадлежность этого вида к роду *Epigaea*.

Центр ареала эпигеи гаультериевидной находится в Лазистане (северо-восточная Турция). P. Stevens (1978) указывает ее для Ризе, Эрзерума и Андона. В Аджарии известно только одно обитание эпигеи гаультериевидной в верховьях ручья Намцис-цхали (приток р. Королис-цхали) в окр. г. Батуми. Здесь представители этого вида растут в субальпийском поясе на высоте 1000—1100 м над ур. м. на крутом склоне восточной экспозиции, где занимают верхние участки оврага и выходят на водораздельную гриву горы, в нижних затененных участках глубокого оврага не селятся. Склон, на котором обитает эпигея гаультериевидная, покрыт густыми зарослями субальпийского криволесья из *Rhododendron ponticum* L., *R. ungernii* Trautv., *Quercus ponticus* Koch, *Betula medwedewii* Regel, *Ilex colchica* Pojark. и др. Между зарослями образуются прочесы небольших снежных лавин, которые во время снеготаяния превращаются в горные ручьи. Почва на этих вытянутых вниз по склону полосах почти полностью сдирается снегом и смывается водными потоками во время снеготаяния и обильных дождей. Во многих местах выступают оголенные скалы. Лишь небольшие участки покрыты тонким слоем почвы, пронизанной корнями и побегами эпигеи. Летом в сухие периоды почва высыхает и вместе с обнаженными скальными породами сильно прогревается. Именно на этих небольших осветленных участках и находятся основные обитания эпигеи. Под затененный полог субальпийского криволесья эпигея не заходит, и лишь изредка ее побеги отползают в зону незатененных изреженных участков зарослей, сразу проявляя признаки угнетения.

На вершине отрога эпигея селится вдоль почти заросшей горной тропы, в свое время связанной с прогоном скота в высокогорья. Участок, на котором растет эпигея, сильно задернен злаками, что несколько угнетает растения эпигеи, видны лишь верхушки растений (рис. 1). Семенного возобновления здесь нет, цветение редкое. С. В. Голицын (1935, 1939), впервые обнаруживший эпигею в Аджарии в 1925 г., шел именно по вершине горы, по скотопрогонной тропе.



Рис. 1. Эпигея в природных местообитаниях Аджарии (верховья р. Намцис-цхали, 14 VI 1986). Фото А. П. Хохрякова.

С 40-х годов прогон скота по Королис-цхали прекратился. Тропа заросла, и места обитания эпигеи стали на многие годы недоступными. Предполагаю, что во время существования тропы оголенные скотом участки почвы заселялись проростками эпигеи. Нарушенные местообитания быстро заселялись видами с мелкими семенами, и это особенно характерно для проростков семейства вересковых (Мазуренко, 1980).

С годами в связи с задернением семенное возобновление эпигеи на гриве прекратилось, но вегетативно-подвижные парциальные кусты продолжают развиваться. Вероятнее всего, через несколько лет вся вершина гривы покроется густыми зарослями падуба и рододендронов — шкериани (Голицын, 1939), которые полностью поглотят низкорослую эпигею.

А. Л. Тахтаджян (1941 : 30) справедливо считает, что эпигея не является органической частью мезофитных зарослей, «производит впечатление чего-то чуждого в синэкологическом отношении». Действительно, маленькое, опушенное, с типичной ксероморфной структурой растение в окружении крупных мезофитных кустарников выглядит довольно необычно. Эпигея в Лазистане тяготеет к субальпийскому поясу и, вероятнее всего, так же как и в Аджарии, селится на осветленных участках высокогорий. Stevens (1978 : 94) указывает эпигею для еловых и буковых лесов с подлеском из кавказской черники *Vaccinium arctostaphylus* L., а также для открытых северных склонов в пределах от 920 до 2290 м над ур. м. Вполне возможно, в Аджарии местонахождение эпигеи не единственное. В районе поселков Мериси и Намоностреви в сопредельных с Лазистаном областях обитает реликтовый рододендрон Смирнова (*Rhododendron smirnovii* Trautv.). Его местообитания очень сходны с местообитаниями эпигеи.

Онтогенез эпигеи гаультериевидной изучался в 1987 г. в верховьях р. Намцавис-цхали. При описании жизненной формы (ЖФ) и периодов онтогенеза эпигеи я использовала терминологию, разработанную мною ранее для биоморф деревянистых растений, преимущественно кустарничков (Мазуренко, Хохряков, 1977; Мазуренко, 1980, 1982).

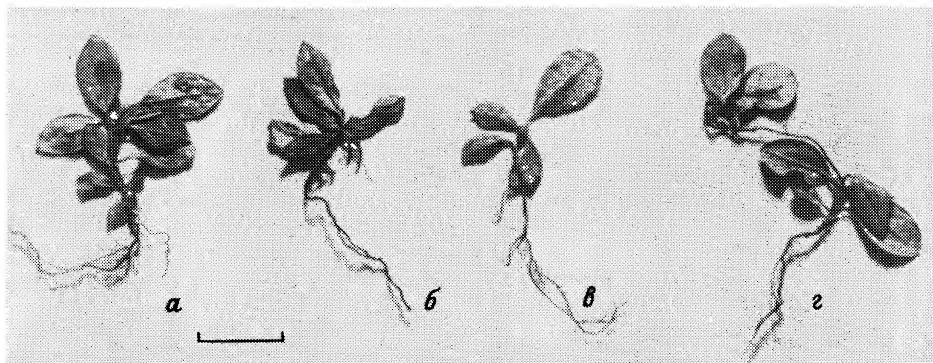


Рис. 2. Онтобиоморфа 2.

Объяснения в тексте. Масштабная линейка на рис. 2—4 — 1 см.

Эпигея гаультериевидная — ползучий, вегетативно-подвижный кустарничек. В онтогенезе ее выделены 2 периода и 5 онтобиоморф, последовательно сменяющих друг друга. I период. Онтобиоморфа 1 — розетковидный проросток (1—2 года жизни). Онтобиоморфа 2 — прямостоячее одноосное растение (3—4, редко до 6 лет). Онтобиоморфа 3: вариант 1 — одноосный полустланичек (от 4—6 до 10—12 лет); вариант 2 — многоосный плотный кустик (от 4—6 до 15—20 лет). Онтобиоморфа 4: вариант 1 — одноосный полуподвижный кустарничек (10—20 лет); вариант 2 — вазовидный полуподвижный куст (20—30 лет). II период. Онтобиоморфа 5 — вегетативно-подвижный кустарничек (от 20 до 30 лет и более).

I период

Онтобиоморфа 1. Мелкие пылевидные семена прорастают надземно на тонком мягком слое перегнойной почвы или на каменистом субстрате материнской породы. Проростки занимают свободные от растительности обитания рядом со взрослыми растениями. Первичный побег (ПП) не превышает 3 мм, несет 2 семядоли, опадающие по мере развития 2 первых листьев, которые 3—5 × 2 мм шир., жесткие, светло-зеленые, обратнояйцевидные, к основанию суженные. По краю они опушены розоватыми волосками. В 1-й год жизни растение имеет вид миниатюрной розетки с листьями, простертыми на почве. Зимой листья сохраняются зелеными. Второй прирост равен предыдущему, но верхний лист на нем более крупный — 1 × 0.7 см, почти округлый. Прошлогодние (первые) листья не отмирают, продолжая вегетировать. Растение сохраняет розеточный облик. На 2-й год корневая система достигает 3 см (у самых крупных) и разветвляется на 2—3 порядка. Корни 2—3-го порядков очень тонкие, волосовидные, до 1 см дл., отходят от главного косо вниз. Корни по длине в 2—3 раза превышают высоту растения и обладают сильными якорными свойствами уже в первые 2 года, что весьма важно, так как многие проростки на крутом склоне смываются во время ливней и схода снега. У некоторых растений после паводков верхняя часть корневой системы обнажается, растения повисают вниз по склону, но затем новые потоки наносят почву на корни. Не исключена также контрактильная деятельность корней, так как у корневой шейки корни сильно скручены.

Онтобиоморфа 2. При медленно нарастающих приростах моноподиальное нарастание ПП идет до 3-летнего возраста. К 3-му году верхний лист увеличивается до 1.5 × 1.0 см, размеры же приростов остаются небольшими — 2—4 см. Листья первых лет не отмирают. Розеточный облик растений утрачивается, теперь это — небольшое одноосное растение, возвышающееся над поверхностью почвы на 1.5—2 см (рис. 2, *а—в*). Иногда случается, что третий прирост

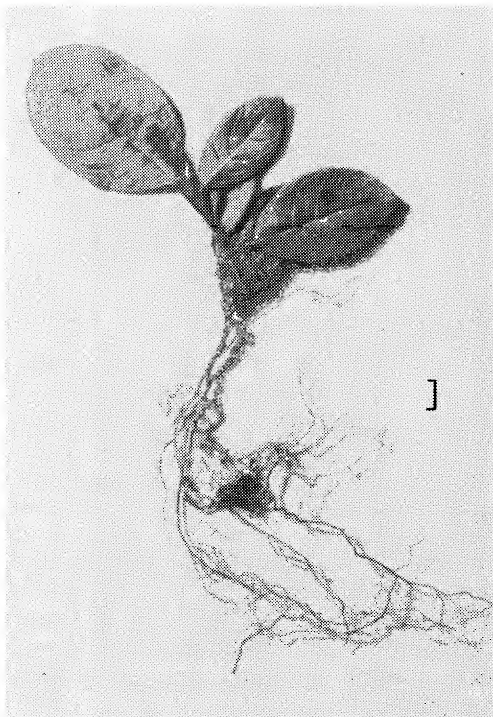


Рис. 3. Вариант 1 онтобиоморфы 3.

увеличивается до 2 см, и тогда побег полегает на грунт. На нем в это время находятся 3 листа, розетковидно собранных на верхушке (рис. 2, *г*). В это же самое время ПП в основании изгибается, чему способствует мощный снеговой покров, прижимающий растения к почве. Реже растения остаются прямостоячими. К концу фазы листья на первых двух приростах засыхают, но не отваливаются, а разрушаются постепенно в течение нескольких последующих лет. Главный корень удлиняется до 4 см, он, как и прежде, извилистый, корни 2—3 порядков, отходят от главного косо вниз на 3—4 см. Как и прежде, во время дождей почва из-под корней вымывается, растения могут повисать как бы «вниз головой», но обычно не гибнут, быстро образуя придаточные корни, которые первоначально возникают в основании ПП. Они нитевидные, единичные, не более 0.5 см. Растения приобретают форму одноосного стланичка, наиболее крупные из них засыпаются почвой, падающей сверху во время смыва. Контрактильные свойства способствуют удержанию маленьких растений на склоне.

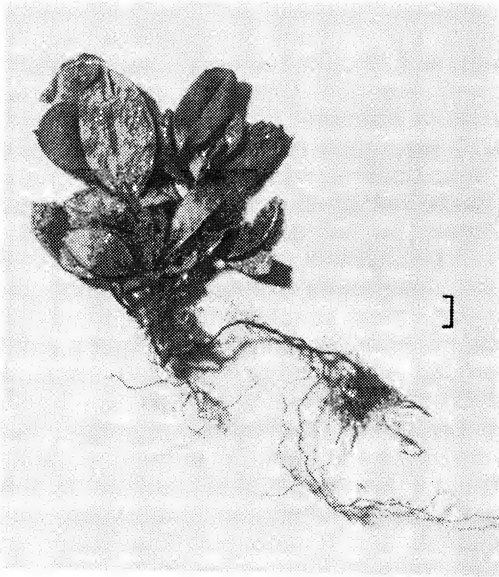
Онтобиоморфа 3.

Вариант 1. Одноосные растения (рис. 3) начинают ветвиться симподиально. Ежегодно в пазухе верхнего листа вырастает замещающий побег (1—2 см) с 2—3 листьями, из которых верхний достигает 3 × 2 см. Бледно-зеленые, жесткие на ощупь листья распределяются по всей протяженности прироста. С нижней стороны они более светлые, салатового цвета. Хорошо видна сеть более светлых жилок. Черешки и края листьев сильно опушены длинными волосками, в начале роста красноватыми, затем коричневыми. Молодые побеги, отрастающие в мае, нежные, опушенные. Замещающий побег остается ортотропным. Отмирание прошлогодних листьев совпадает с отрастанием новых, старые листья не отваливаются. В конце вегетации (в сентябре) в пазухе верхнего, наиболее крупного листа (до 3 мм) увеличивается конусовидная, покрытая опушенными чешуями почка, которая несет зачаток побега будущего года. Почки в пазухах нижележащих листьев едва видны.

По мере роста основной оси (ее последовательного увеличения) основание ПП полегает и укореняется. Тонкие всасывающие придаточные корешки (1—2 см) располагаются скученно. В то же время длина главного корня достигает 10 см. Размеры системы главного корня в 2—3 раза превышают размеры надземной части растения.

Вариант 2 (рис. 4). Одновременно с очередным приростом ПП из спящих почек, расположенных в нижней, не погребенной в грунт части растения, отрастают 1—2 побега формирования (ПФ) 2—3 (4) см выс. ПФ структурно во всем сходны с очередным приростом ПП, но чаще всего бывают крупнее, чем вся система ПП. Система побега формирования (СПФ) ветвится симподиально. Так же как и у одноосных растений (вариант 1), замещающий побег отрастает всегда из пазухи

Рис. 4. Вариант 2 онтобиоморфы 3.



верхнего, наиболее крупного листа. Одновременно с ПФ усиленного роста (побегами кущения) отрастают и более мелкие ПФ (от 0.5 до 1 см). Некоторые из них отмирают в 1-й год, т. е. они эфемерны (Мазуренко, Хохряков, 1977). Возникают ПФ по 1—2 ежегодно, и к 7—10 годам растение приобретает форму компактного кустика с некоторыми признаками подушковидности, так как отмирающие листья не опадают, заполняя всю середину куста и создавая тем самым более теплую внутреннюю среду.

Зона кущения — основание ПП — может быть несколько утолщенной (до 0.5 см). Отсюда отрастают новые ПФ на смену отмирающим. Обычно лидируют 2—3 ПФ с более крупными по сравнению с небольшими ПФ листьями. В основании ПП появляются придаточные корни, отрастающие в разные стороны, но их может и не быть. Корневая система, так же как и у одноосных растений, все более разветвляется. Компактные кустики довольно разнообразны. Наиболее крупные несут до 10 ПФ при диаметре кустика 7 см на высоте 5 см. В дальнейшем замещающие побеги возникают по 2 (а не по 1). Нижний замещающий побег всегда уступает верхнему и играет дополнительную роль. Побеги дополнения (ПД) от 0.5 до 1 см дл. часто отрастают от 2—3-летних скелетных осей, увеличивая компактность кустика. Среди ПД преобладают эфемерные. Главный корень равен таковому у растений варианта 1.

Онтобиоморфа 4.

Вариант 1. Отрастание и ветвление СПФ вниз по склону продолжаются. С каждым годом плагиотропная часть растения увеличивается. В начале фазы она равна 10—15 см и насчитывает до 15 порядков ветвлений. Скелетные оси тонкие, по всей своей протяженности укоренены придаточными корнями, а система главного корня больше не увеличивается. Несколько придаточных корней утолщаются и, разветвляясь на 3—4 порядка, уподобляются главному корню. Но большинство придаточных корней остаются мелкими, всасывающими.

Приросты замещающих побегов достигают максимальных для данных обитаний размеров — 3—4 см и несут до 5 листьев, черешки которых 1—1.5 см. Листовая пластинка широкоовальная, эллипсоидальной формы, с коротким заострением на конце, 7 × 4.5 см. Побеги, как и черешки листьев, в 1-й год красноватые, сильно опушены длинными красными волосками, которые впоследствии становятся коричневыми. Чешуи верхушечной почки опушенные, также красноватые, до 1 см дл. Красноватый цвет побегов утрачивается на 2-й год, когда корка становится светло-коричневой.

В предыдущие фазы побеги давали только один годичный прирост. С увеличением размеров растений и усилением их побегов они могут иметь и два годичных прироста: первый — весенний, второй — в конце лета (в августе). Второй прирост укороченный, всегда меньше первого (0.5—1 см), несет не более 2 небольших (2 × 1 см) листьев и в конце вегетации полностью отмирает. Если второго годичного прироста нет, то моноподиальное нарастание побега продол-

жается следующей весной. В этом случае прирост достигает 3—4 см и на его верхушке к осени формируется цветочная почка, раскрывающаяся в июне следующего года до начала роста замещающих побегов. Сравнительно крупный терминальный цветок находится на цветоножке (до 2 см). В конце августа — начале сентября созревают и плоды. Сухая коробочка округло-овальная, 15×20 мм, на верхушке заостренная. Семена рассеиваются постепенно, как это свойственно вересковым с плодами-коробочками. В сухую погоду щели коробочки раскрываются и семена из нее высыпаются, а во влажную погоду щели смыкаются. Эпигея по способу рассеивания семян — типичный баллист.

Цветоножка также способствует рассеиванию семян. От момента цветения до рассеивания семян она может увеличиваться до 3 см. Коробочка после обсеменения остается на растении в течение 2—3 лет. Ниже цветоножки сразу после цветения раскрываются в июне 1—2 почки; 1 или 2 замещающих побега повторяют цикл развития материнского. Цветков мало, на всем кустике их бывает не более 3. Преобладают побеги, нарастающие 1—2 года. После того как образовался второй прирост (независимо от времени его появления), он обычно отмирает, и дальнейшее нарастание идет симподиально. Иногда отмирают целые побеги и несколько побегов сразу вплоть до скелетной оси, что особенно свойственно молодым растениям. Но на скелетных осях продолжают появляться ПД. Чаще всего они бывают эфемерными, некоторые нарастают 2 года, а единичные полегают и укореняются. В этом случае образуется не одноосное, а двуосное растение, причем каждая скелетная ось, укореняясь и ветвясь, все более отдаляется от главного корня. Плагиотропная часть увеличивается до 20—25 см.

Вариант 2. Куст утрачивает компактность; 1 или 2 СПФ усиливаются, начинают отрастать в стороны. Куст расширяется, приобретает форму вазы. Более слабые СПФ, находящиеся в центре кустика, постепенно отмирают, оголяя его середину. Сильные СПФ, ответвляясь в стороны, полегают в основании, их плагиотропные части укореняются, растения становятся полуподвижными. Главный корень начинает деградировать, так как всасывающие функции берут на себя придаточные корни, 1 или 2 из которых усиливаются, имитируя главный корень. Далее по мере ветвления утрачивается и вазовидная форма куста; остаются 2—3 разрастающихся в разные стороны СПФ, с каждым годом увеличивающие свою автономность. Размеры побегов, ветвление, цветение — все протекает так же, как у растений варианта 1, с той лишь разницей, что в первом случае растения всегда одноосные, а во втором — двух-трехосные. Приросты и листья достигают максимальных размеров.

На 15—20-й год система главного корня отмирает и куст распадается на несколько (в зависимости от числа отходящих в разные стороны скелетных осей — СПФ) парциальных кустов, каждый из которых становится самостоятельным вегетативно-подвижным растением.

СПФ парциального куста имеют плагиотропную укорененную и ветвящуюся ортотропную части и этим не отличаются от СПФ кустов варианта 1, которые с самого начала развиваются по одноосному типу. Отклонение онтогенеза (вариант 2) охватывает онтобиоморфы 3 и 4, сопровождаясь образованием компактного куста при дальнейшем его рассредоточении и распадении на парциальные кусты. В дальнейшем же никаких вариантов более не наблюдается.

Отклонение онтогенеза на ранних стадиях (так называемая поливариантность) у древесных растений — явление обычное (Мазуренко, 1980). У эпигеи оно, так же как и у многих рододендронов, не зависит от условий обитания. И одноосные, и компактные кустики развиваются рядом на одном и том же склоне. Но формирование одноосных, быстро ответвляющихся парциальных кустов идет быстрее, минуя стадию кущения.

Онтобиоморфа 5. Парциальные кусты эпигеи гаультериевидной достигают 15—20 см выс. (максимально 30 см). В их надземной ортотропной части насчитывается до 6 порядков ветвлений. Побеги преимущественно ди- и трициклические. Возобновление акросимподиальное, вместо отмирающей верхушки образуются 1—2 замещающих побега ветвления. Листья функционируют два вегетационных периода, затем засыхают, но, как и прежде, не опадают, а постепенно разрушаются. Условно парциальный куст может быть разделен на 4 зоны. 1-я зона — верхняя, с молодыми побегами, одетыми живыми листьями (2—5 см). 2-я — зона сухих, постепенно разрушающихся листьев (5—10 см). Здесь чаще всего возникают побеги дополнения, вырастающие обычно из почек, покоящихся 2—3 года. Они несколько мельче обычных побегов ветвления (1—4 см), ортотропные и, как правило, не дают второго прироста, затеняясь соседними побегами, быстро хиреют и спустя 2—3 года отмирают. Реже ПД полегают и укореняются, начинают ветвиться, и спустя 5—10 лет образовавшаяся таким образом система ПД отделяется от материнского растения, превращаясь в самостоятельный парциальный куст. 3-я зона — скелетные оси (СО), оголенные после разрушения сухих листьев. В своей верхней части она ортотропна, а в нижней плагиотропна. СО утолщаются не более чем до 2 мм, тонкие покрыты светло-коричневой, сильно растрескивающейся опушенной коркой. На СО также могут появляться ПД, но реже, чем во 2-й зоне. Они, как и верхние ПД, могут быть эфемерными или усиливаться и активно отрастать в сторону от материнской оси. 4-я зона — плагиотропные, погруженные в опад и почву СО, укорененные по всей своей протяженности. Как и в ортотропной части, они остаются тонкими, шнуровидными, не более 2 мм в диам. Их протяженность всегда значительная — 40—50 см. С базального конца тонкие скелетные оси отмирают.

Придаточные корни пронизывают опад, проникают в грунт, но в среднем неглубоко, не более 10 см. Неподалеку от отмирающего базального конца СО 1—2 придаточных корня усиливаются, разветвляются до 3—4 порядков и проникают в каменистый грунт до 20 см гл., т. е. размеры их равны высоте надземной части.

По мере нарастания и ветвления очередных замещающих побегов в 1-й зоне на полегающей части куста идет отмирание более слабых побегов, что сохраняет парциальный куст в определенном равновесии относительно общего числа живых побегов. Наиболее ярко отмирание побегов (очищение СО) выражено в 3-й зоне.

На плагиотропной части (4-я зона) часто возникают ПД. Здесь, как и в других зонах, их образование не носит регулярного характера. Погребенные в опад ПД остаются этиолированными и несут недоразвитые, прижатые к побегу пленчатые листья. Такие ПД играют роль ксилоризом, усиливая вегетативную подвижность. Но эти этиолированные ПД — не специализированные ксилоризомы. Их этиолированность вызвана тем, что они постоянно укрываются опадом.

Шнуровидные СО протягиваются вниз по склону, парциальные кусты не смыкаются, не образуют сплошного покрова, как это характерно для многих вересковых кустарничков. На прогалинах между кустами идет активное возобновление. Мягкая гумусированная подстилка очень способствует семенному возобновлению.

Стареющих парциальных кустов я не обнаружила. Возможно, онтогенез этого стелющегося кустарничка открытый, т. е. клон из парциальных кустов, разрастаясь, при сохранении окружающей среды неизменной может существовать бесконечно долго.Точно такой же тип онтогенеза имеют и многие арктические и арктоальпийские вересковые кустарнички из родов *Cassiope, Bryanthus, Harrimanella.*

Все они, как и многие другие вересковые (эрики, брукенталия, настоящий вереск), имеют ксероморфный облик, однако в отличие от эпигеи микрофильны. Эпигея же является как бы промежуточным типом между микрофильными мезо-

морфными вересковыми (к каковым на Кавказе относятся вечнозеленые рододендроны), с одной стороны, и микрофильными ксероморфными — с другой. К этому же промежуточному типу относятся мексиканский высокогорный род *Comarostaphylos* (Diggs, 1986), орегонские высокогорные виды гаультерий — *Gaulteria hispida* (L.) Muhl и *G. humifusa* (Grau) Ridb. (Hichckoc, Cronquist, 1978), удивительно напоминающие эпигею и по форме роста, так как все они — стелющиеся кустарнички.

Очевидно, тип ЖФ эпигеи гаультериевидной, кажущийся очень своеобразным для кавказско-лазистанских вересковых, более свойствен американским субтропикам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голицын С. В. Опыт ботанико-географического картирования юго-западного Закавказья с дендрологической точки зрения // Тр. Воронежск. гос. ун-та. Воронеж, 1935. Т. 9. № 1. С. 98—144. — *Голицын С. В.* Шкэриани — кустарниковые фитоценозы влажных лесистых гор Аджарии // Тр. Воронежск. гос. ун-та. Воронеж, 1939. Т. 11. № 2. С. 13—217. — *Мазуренко М. Т.* Рододендроны Дальнего Востока. М.: Наука, 1980. 213 с. — *Мазуренко М. Т.* Вересковые кустарнички Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 184 с. — *Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.* Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 195 с. — *Кузнецов Н. И.* Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции // Зап. Росс. Имп. АН по физ.-мат. отд. 1909. Т. 24. Вып. 1. С. 1—174. — *Тахтаджян А. Л.* Род *Epigaea* на Кавказе // Заметки по систематике и географии раст. Тбилисск. бот. ин-та. Тбилиси, 1941. Вып. 10. С. 29—35. — *Тахтаджян А. Л., Яценко-Хмелевский А. А.* К морфологической характеристике рода *Epigaea* // ДАН АН АрмССР. 1946. Т. 4. № 2. С. 45—50. — *Boissier E.* Flora orientalis. V. Genevae; Basileae, 1873. — *Bentham G., Hooker J. D.* Genera plantarum. London, 1873. 1279 p. — *Diggs G. M.* A new subspecies and new combinations in *Comarostaphylos* (*Ericaceae*) // Brittonnia. 1986. Vol. 38. N 4. P. 344—351. — *Hitchcock C. L., Cronquist A.* Flora of the Pacific Northwest. Seattle; London: Univ. Washington Press., 1978. 730 p. — *Stevens P. F. Ericaceae* // P. H. Davis. Flora of Turkey. Vol. 6. Edinburgh: Univ. Press., 1978. 825 p.

Батумский ботанический сад АН Грузии

Получено 22 XI 1989

УДК 582.542 : 001.4

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 4

М. В. Олонова

К ИЗУЧЕНИЮ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ *POA ARGUNENSIS* (*POACEAE*) НА ТЕРРИТОРИИ ЮЖНОЙ СИБИРИ

M. V. OLONOVA. ON THE STUDY OF MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF *POA ARGUNENSIS* (*POACEAE*) FROM THE TERRITORY OF SOUTHERN SIBERIA

В связи с неявным таксономическим положением *Poa argunensis* var. *tshuensis* исследованы 23 популяции *Poa argunensis* с Алтая, из Хакасии и Забайкалья по 15 количественным и 5 качественным признакам; морфометрические данные статистически обработаны. При сопоставлении внутри- и межпопуляционной изменчивости выявлены определенные различия между выборками. Анализ изменчивости признаков свидетельствует о большей дифференциации забайкальских популяций. Обсуждается правомерность отнесения var. *tshuensis* к *P. rangkulensis*.

Монголо-южносибирский вид *Poa argunensis* Roshev., являющийся одним из наиболее полиморфных видов секции *Stenopoa*, представлен в Сибири по меньшей мере 2 эколого-географическими расами, систематическое положение которых весьма проблематично. В связи с этим изучение морфологической изменчивости

P. argunensis на популяционном уровне представляет немалый интерес не только для уточнения таксономического ранга эколого-географических рас, но и для познания микроэволюционных процессов, протекающих в этой сложной группе.

P. argunensis был описан Р. Ю. Рожевицем (1934) из Восточной Сибири и во «Флоре СССР» приводится только для Даурии как невысокое (15—40, до 60 см) растение с длинным (2.5—3 мм) язычком, узкой сжатой метелкой, опушенными между жилками нижними цветковыми чешуйками с пучком длинных извилистых волосков на каллусе.

Л. П. Сергиевская при обработке группы мятликов родства *P. attenuata* Trin. с Алтая обнаружила экземпляры, у которых нижняя цветковая чешуя всегда опушена между жилками, что характерно для *P. argunensis*, и которые по другим морфологическим признакам также не отличались от этого вида; алтайские растения как высокогорные имели более низкие стебли (до 25 см) и более короткую метелку. Поскольку алтайские особи отличались от забайкальских только высотой, Сергиевская отнесла их к одному виду — *P. argunensis* (Сергиевская, 1957). В. В. Ревердатто (1964) приводит *P. argunensis* для юга Красноярского края. Н. Н. Цвелев относит *P. argunensis* к *P. attenuata* s. l. в качестве подвида — *P. attenuata* subsp. *argunensis* (Roshev.) Tzvel. и приводит его для Ангаро-Саянского района и Даурии. Б. Б. Намзалов, ссылаясь на Цвелева, рассматривает алтайскую расу как *P. attenuata* subsp. *tshuensis* (Намзалов, 1989), а позднее (Намзалов, 1990), снова ссылаясь на Цвелева, относит эту расу на основании наличия вегетативных побегов в дерновине к восточнопамирскому виду *P. rangkulensis* Ovcz. et Czuk.

P. rangkulensis был описан в 1956 г. П. Н. Овчинниковым и А. П. Чукавиной с Восточного Памира как маленькое (до 10—11 см выс.) серовато-зеленое растение. Стебли при основании плотно одеты короткими отмершими влагалищами, язычок до 2 мм дл., метелка сравнительно мало колосковая, более или менее сжатая, продолговато-эллиптическая, до 2.5 см дл., веточки до 1—6 мм дл., расположены по 2, разветвляющиеся и несущие по 2 колоска. Колоски 4—4.5 мм дл., 3—4 (5)-цветковые, нижняя цветковая чешуя 3—3.8 (4) мм дл., между жилками коротковолосистая, волоски на каллусе нижней цветковой чешуи редкие, длинные, но хорошо заметные (Овчинников, Чукавина, 1956). Цвелев (1968) первоначально рассматривает этот вид как синоним вида *P. koelzii* Bor, описанного с Гималаев, указывая для него достаточно узкий ареал — Восточный Памир и Гималаи. Позднее Цвелев (1976) рассматривает *P. rangkulensis* в ранге вида и основным отличием его от всех других видов секции *Stenopoa* считает способность образовывать укороченные вегетативные побеги. Наличие таких побегов в дерновинках особей алтайской расы, а также многочисленных остатков влагалищ при основании генеративных побегов послужило поводом для отнесения алтайских растений к *P. rangkulensis*.

Просмотр гербарных материалов и наблюдения в природе показали, что алтайские растения в целом ниже, чем забайкальские, хотя и в Забайкалье, и в Хакасии встречались популяции, состоящие из относительно низкорослых особей.

Таким образом, возникает вопрос: к одному или к разным видам относятся алтайская высокогорная и восточносибирская степная расы *P. argunensis* и насколько правомерно отнесение алтайских растений к *P. rangkulensis*?

Для решения этого вопроса, а также для выявления возможных закономерностей эколого-географической изменчивости и характера внутривидовой дифференциации *P. argunensis* s. l. было проведено сравнительно-морфологическое изучение 23 популяций *P. argunensis* из разных частей ареала: 7 — с Алтая и прилежащей территории Тувы (var. *tshuensis* Serg.), 9 — из Забайкалья и для сравнения 7 из Хакасии (рис. 1). Объем выборок составлял от 26 до 39 растений. Всего было изучено 15 количественных и 5 качественных признаков. Измерения признаков *1—6*, *8* и *10* проводились с помощью линейки с точностью до 1 мм;

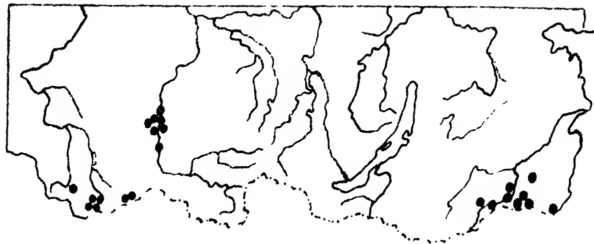


Рис. 1. Местонахождения исследованных популяций *Poa argunensis*.

признаки *7* и *13—15* измерялись с помощью окуляр-микрометра с точностью до 0.1 мм. Вычисления проводились на персональном компьютере «Мазовия СМ-1914» по программе, составленной инженером-программистом Т. С. Кетовой.

В задачи данного исследования входили сравнение средних величин признаков в разных эколого-географических расах; дисперсий, отражающих изменчивость основных количественных признаков в отдельных расах; характера варьирования, дифференциации по этому признаку отдельных популяций внутри эколого-географических рас; анализ изменчивости качественных признаков и различия эколого-географических рас по фенотипу.

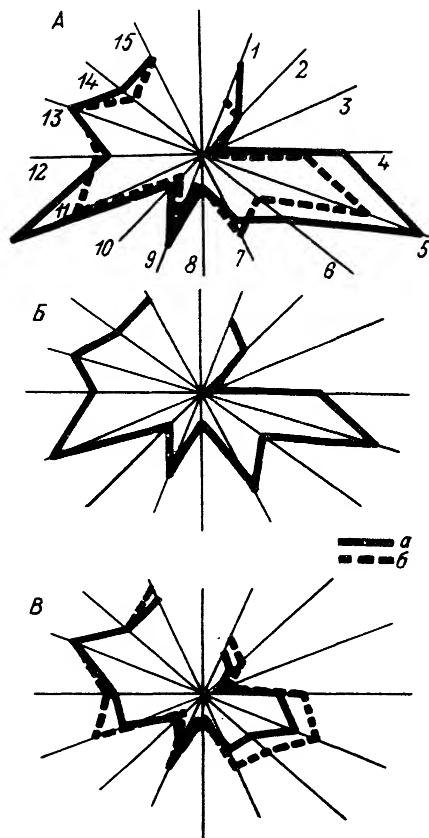
Были вычислены средние арифметические значения количественных показателей с их дисперсиями. Для определения внутрипопуляционной изменчивости применялись методы однофакторного дисперсионного анализа (Урбах, 1964; Лакин, 1980). Для оценки сходства популяций по качественным признакам использовался критерий изменчивости Л. А. Животовского (1979, 1982).

После того как были вычислены средние значения 15 количественных признаков для 3 эколого-географических рас, появилась возможность построить полигональные графики, дающие обобщенную картину проявления количественных признаков в 3 эколого-географических расах (рис. 2). Проведенные исследования показали, что по всем 15 признакам наблюдается трансгрессия во всех 3 расах. В отдельных случаях хакасская раса является переходной: ее значения, с одной стороны, трансгрессируют с алтайской, с другой — с забайкальской расами. Поэтому нет ни одного признака, который служил бы надежным дискриминатором.

Из графиков следует, что при схожести общих очертаний наблюдаются и различия между средними показателями в разных расах. Особенно сильны они в правой части графика, определяющей общий габитус растений — высоту, длину верхнего и 2-го сверху междоузлий и метелки, длину влагалища и пластинки верхнего листа. В левой части, отражающей размеры генеративных органов, различия хорошо заметны лишь в нижнем секторе, характеризующем метелку (ширина, число веточек в нижнем ярусе, длина наиболее длинной из них, число колосков на ней). В левой верхней части (признаки колоска) различий между расами почти нет, однако видно, что в среднем у растений Хакасии колосковые чешуи немного длиннее, чем у растений других рас; при этом заметно, что общие размеры вегетативных органов и растений в целом в Забайкалье существенно выше, чем на Алтае, а хакасские популяции занимают промежуточное положение. Сопоставление средних значений признаков показало, что у 13 из 15 средние значения, вычисленные для популяций Хакасии, примерно соответствуют половине суммы средних значений, полученных для алтайской и забайкальской рас (их среднему арифметическому). Исключение составляют только 2 признака — длина язычка (их средние значения у хакасских и забайкальских мятликов примерно одинаковы, а у алтайских значительно меньше) и длина наибольшей веточки нижнего яруса метелки. Однако все это касается усредненных значений. Сравнение графиков по отдельным популяциям разных рас показывает, что некоторые из них мало различаются между собой. К примеру, 2 отдельно взятые популяции из Забайкалья и с Алтая имеют почти сходные графики средних значений (рис. 2). Сравнение выборок из этих популяций при помощи статистических критериев различия (критерий Стьюдента для нормального и критерий Манн-

Рис. 2. Средние значения количественных признаков различных эколого-географических рас *Poa argunensis*.

А — Забайкалье, *Б* — Хакасия, *В* — Алтай; *а* — среднее значение для расы, *б* — средние значения для отдельных популяций. Количественные признаки: *1* — высота растения, *2* — длина 1-го сверху междоузлия, *3* — длина 2-го сверху междоузлия, *4* — длина метелки, *5* — длина влагалища верхнего листа, *6* — длина пластинки верхнего листа, *7* — длина язычка верхнего листа, *8* — ширина метелки, *9* — число веточек в нижнем ярусе метелки, *10* — длина наиболее длинной веточки нижнего яруса метелки, *11* — число колосков на наиболее длинной веточке нижнего яруса, *12* — число цветков в колоске, *13* — длина колоска, *14* — длина верхней колосковой чешуи, *15* — длина нижней цветковой чешуи. Масштаб: признаки *1*, *2* — 1 : 10; *3*—*12* — 1 : 1; *13*—*15* — 10 : 1.



Уитни для ненормального распределений) по 15 количественным признакам показало, что достоверные различия имеются только по одному из них — длине 2-го междоузлия (сам по себе этот признак достаточно изменчив, коэффициент его вариации в отдельных выборках достигает 76%). По всем остальным признакам статистически достоверной разницы между этими популяциями не обнаружено.

Для того чтобы установить, насколько варьируют внутри эколого-географических рас средние показатели, вычисленные для отдельных популяций, были получены дисперсии распределения, отражающие степень межпопуляционной изменчивости. Для каждой эколого-географической расы путем отложения дисперсий на соответствующих осях были построены полигональные графики, затем проводилось сравнение дисперсий для 3 эколого-географических рас. В данном случае оказалось более удобным строить все 3 графика на одних и тех же осях. Если рисунки графиков средних показателей в разных расах в общих чертах совпадали (фигуры были подобны), то графики, отражающие значения дисперсий, характеризующие межпопуляционную изменчивость, различались по рисунку достаточно сильно (рис. 3). Если графики дисперсий для Забайкалья и Хакасии по очертаниям в целом были сходными, а различались лишь по абсолютной величине, то график дисперсий для Алтая отличался от них не только по величине, но и (существенно) по рисунку. Причем разные группы признаков различались по-разному. Большинство признаков, зависящих от экологических условий (высота растений, длина верхнего междоузлия, метелки, влагалища и пластинки верхнего листа) и определяющих общий габитус растения, варьирует относительно однонаправленно: самые высокие значения дисперсий получены для Забайкалья, для Хакасии они ниже, самые низкие — для Алтая. Так же варьируют ширина метелки и число веточек в ее нижнем ярусе, количество колосков на наиболее длинной веточке и число цветков в колоске. В варьировании остальных признаков, проявление которых обычно мало зависит от условий окружающей среды (длина язычка, длина наиболее длинной веточки нижнего яруса метелки), наблюдается нарушение установленного ритма: дисперсия у алтайских популяций по этим признакам превышает значения, полученные не только для Хакасии, но и для Забайкалья. Окончательно ритм графиков нарушается в левом верхнем углу, где показана степень разброса средних по признакам цветка и колоска. По длине колоска самое большое

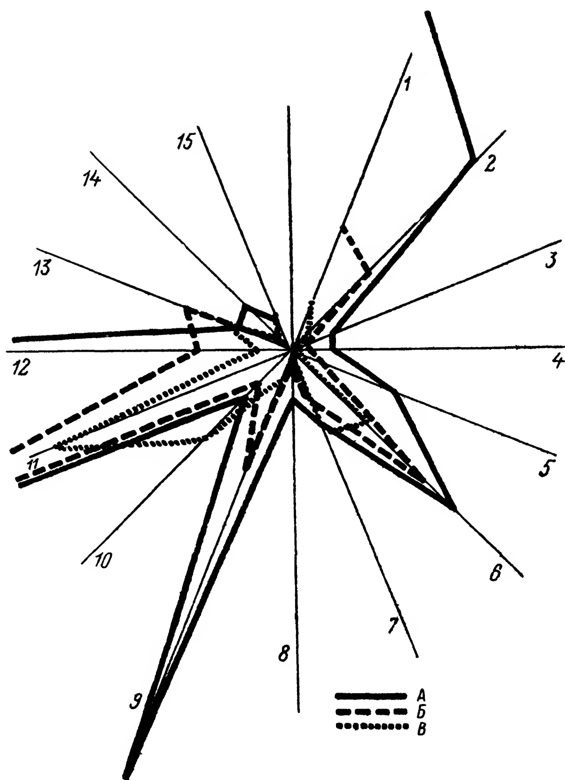


Рис. 3. Изменчивость количественных признаков (σ^2) *Poa argunensis* в разных эколого-географических расах.

А — Забайкалье, *Б* — Хакасия, *В* — Алтай. *1*—*15* — количественные признаки (см. рис. 1 и табл. 1). Значения для признаков *1* и *2* уменьшены в 10 раз, для признаков *6*—*15* увеличены в 10 раз.

значение дисперсии наблюдается у хакасских, меньшее — у алтайских и самое меньшее — у забайкальских популяций. По длине верхней колосковой чешуи наибольшая дисперсия у забайкальских популяций, у алтайских значительно ниже, а у хакасских еще ниже; по длине нижней цветковой чешуи максимальная дисперсия у алтайских популяций, немногим меньше — у забайкальских и минимальная — у хакасских. Таким образом, из графика видно, что существуют различия по разбросу данных между популяциями разных эколого-географических рас.

Проверка достоверности различий по степени межпопуляционного варьирования различных признаков показала, что наибольшие различия имеются между популяциями Алтая и Забайкалья. Статистически достоверная разница между ними отмечается по степени варьирования большинства признаков, отражающих общий габитус растения и его жизненность. Статистически недостоверной оказалась разница между дисперсиями распределения следующих признаков: на уровне значимости 0.05 — по длине листовой пластинки, язычка, наиболее длинной веточки нижнего яруса метелки, колоска и нижней цветковой чешуи; на уровне значимости 0.01 к ним добавляются такие признаки, как длина метелки и длина верхней колосковой чешуи. По большинству этих признаков (длина язычка, наиболее длинной веточки нижнего яруса метелки, колоска и нижней цветковой чешуи) дисперсия у алтайской выборки превышает таковую у забайкальских популяций. Вместе с тем по всем признакам, по которым разница между дисперсиями статистически достоверна, дисперсия забайкальских популяций превышает дисперсию алтайских. Другими словами, если по некоторым признакам дисперсия алтайских видов превышает дисперсию забайкальских, то разница между ними статистически недостоверна.

Более сходными по межпопуляционной изменчивости оказались выборки из Хакасии и Забайкалья. Дисперсии у них достоверно различаются на уровне значимости 0.01 только по таким признакам, как количество цветков в колоске и длина колосковой чешуи, а при уровне 0.05 — еще и по таким признакам, как ширина метелки и количество колосков на наибольшей веточке нижнего яруса. Во всех этих случаях дисперсии, вычисленные для популяций Забайкалья, превышают значения хакасских дисперсий.

Еще больше сходства по степени варьирования признаков между алтайской и хакасской выборками. Достоверная разница между дисперсиями распределения у этих 2 рас на уровне значимости 0.01 отмечается только по одному признаку —

длине 2-го сверху междоузлия. На уровне значимости 0.05 наблюдается разница в варьировании еще 2 признаков — высоты растения и количества колосков на наиболее длинной веточке нижнего яруса метелки. В этом случае по всем признакам, по которым наблюдалось превышение дисперсии у алтайских популяций, разница между ними оказалась недостоверной.

Анализ показывает, что при сравнении алтайских и забайкальских популяций по степени варьирования достоверная разница обнаружена главным образом по экологически обусловленным признакам, причем величина дисперсий показывает, что в Забайкалье они варьируют значительно сильнее. Это можно объяснить тем, что экологические условия на Алтае и в Забайкалье существенно различаются, и если в степях Забайкалья эти признаки могут варьировать в довольно широких пределах, то в высокогорьях Алтая отбор направлен на закрепление низкорослых особей. Если между Алтаем и Хакасией достоверная разница между дисперсиями распределения этих признаков отмечается на уровне 0.05, то между популяциями Хакасии и Забайкалья, где условия произрастания приблизительно одинаковы, разница в варьировании этих признаков практически стирается. Как известно, признаки колосков и цветков наиболее консервативны, однако имеется достоверная разница в степени варьирования длины колосковой чешуи между хакасскими и забайкальскими популяциями. По варьированию этого признака существует разница между алтайскими и забайкальскими популяциями, которая достоверна на уровне 0.05. Самая большая дисперсия по этому признаку отмечается в Забайкалье, на Алтае значительно меньше и наименьшая в Хакасии.

Сравнение дисперсий, отражающих внутри- и межпопуляционную изменчивость, показало следующее. На Алтае внутрипопуляционная изменчивость превышает межпопуляционную по наибольшей части количественных признаков, в Хакасии — только по 5 признакам, причем 4 совпадают с таковыми из алтайской выборки, а в Забайкалье — лишь по 2 признакам — длине колоска и ширине метелки. Причем по последнему признаку во всех 3 группах внутрипопуляционная изменчивость превышает межпопуляционную. Это свидетельствует о том, что алтайские популяции обладают более широкой амплитудой изменчивости, чем забайкальские. Забайкальские популяции в целом более однородны: при значительном варьировании внутри эколого-географической расы большинство признаков мало изменчиво в пределах отдельных популяций. Вместе с тем дифференциация забайкальских популяций, по-видимому, выше, чем алтайских.

Сравнение внутри- и межпопуляционной дисперсий при помощи критерия Фишера (табл. 1) статистически подтвердило преобладание индивидуальной (внутрипопуляционной) изменчивости над межпопуляционной у алтайской расы по следующим признакам: длине 2-го сверху междоузлия, ширине метелки, числу веточек в ее нижнем ярусе и количеству цветков в колоске. Дифференциация отдельных популяций на Алтае статистически достоверна при 5%-м уровне значимости только по длине язычка.

В Хакасии внутрипопуляционная изменчивость превышает межпопуляционную по длине листовой пластинки, длине верхней колосковой и нижней цветковой чешуй; в 2 случаях установлено преобладание межпопуляционной изменчивости — по высоте растения и длине 2-го междоузлия. По этим признакам в Хакасии отдельные популяции достоверно различаются между собой. Наконец, в Забайкалье отдельные популяции достоверно различаются по таким признакам, как высота растений, длина верхнего междоузлия и влагалища верхнего листа, длина метелки и число веточек в ее нижнем ярусе, количество колосков на наиболее длинной веточке 1-го яруса и количество цветков в колоске, а также длина колосковой чешуи. Однако данный метод не дает возможности установить, насколько согласованно варьируют эти признаки, и придать популяциям таксономический ранг.

ТАБЛИЦА 1

Межпопуляционная и внутрипопуляционная изменчивость в разных эколого-географических расах *Poa argunensis*

№	Признак	Алтай	Хакасия	Забайкалье
1	Высота растения	—	М	М
2	Длина 1-го сверху междоузлия	—	М	М
3	Длина 2-го сверху междоузлия	В	—	—
4	Длина метелки	—	—	М
5	Длина влагалища верхнего листа	—	—	М
6	Длина пластинки верхнего листа	—	В	—
7	Длина язычка верхнего листа	М	—	—
8	Ширина метелки	В	—	—
9	Число веточек в нижнем ярусе метелки	В	—	М
10	Длина наиболее длинной веточки нижнего яруса метелки	—	—	—
11	Число колосков на наиболее длинной веточке нижнего яруса метелки	—	—	М
12	Число цветков в колоске	В	—	М
13	Длина колоска	—	—	—
14	Длина верхней колосковой чешуи	—	В	М
15	Длина нижней цветковой чешуи	—	В	—

Примечание. «—» — разница между межпопуляционной и внутрипопуляционной изменчивостью статистически недостоверна; М — межпопуляционная изменчивость превышает внутрипопуляционную; В — внутрипопуляционная изменчивость превышает межпопуляционную.

Сравнение признаков, по которым наблюдается различие популяций, показало, что наиболее сходны выборки из Хакасии и Забайкалья: они имеют 2 общих признака, по которым дифференцируются популяции, — высоту растений и длину верхнего междоузлия. Как уже было отмечено выше, это можно объяснить приблизительно одинаковыми условиями Забайкалья и Хакасии. Исследования показали, что по длине колосковой чешуи как в Забайкалье, так и в Хакасии существуют достоверные различия между внутри- и межпопуляционной изменчивостью, однако если в первом случае преобладает межпопуляционная, т. е. эколого-географическая изменчивость, то во втором — внутрипопуляционная (индивидуальная), превышающая межпопуляционную в 4 раза.

Сопоставление алтайской расы как с хакасской, так и с забайкальской не выявило общих признаков, по которым отмечалась дифференциация отдельных популяций.

Поскольку предполагается, что алтайская раса принадлежит к *P. rangkulensis* (если не вся, то хотя бы частично: некоторые особи и целые популяции var. *tshuensis* действительно по описанию напоминают *P. rangkulensis*), представляют интерес признаки, по которым только в алтайской группе популяций обнаружены достоверные различия. Такой признак, как уже отмечалось, один. На Алтае выделяются популяции с коротким (менее 1.5 мм) язычком. Это можно, по-видимому, объяснить тем, что в высокогорных степях *P. argunensis* испытывает влияние видов родства *P. glauca* Vahl, что отражается не только на длине язычка. На Алтае нередко встречаются растения, настолько похожие и

на *P. argunensis*, и на *P. glauca*, что возникают серьезные трудности при определении их видовой принадлежности.

Таким образом, анализ количественных признаков указывает на неоднородность *P. argunensis* и определенные различия как между эколого-географическими расами этого вида, так и внутри них. Однако это не позволяет утверждать, что алтайская раса принадлежит к другому виду. По крайней мере этого нельзя сказать обо всех исследованных алтайских популяциях хотя бы потому, что алтайская раса неоднородна по своим морфологическим признакам и отдельные ее популяции не отличаются от забайкальских. При анализе выявлены также неоднородность и большое разнообразие забайкальских популяций, однако, для того чтобы придать этим группировкам таксономический ранг, необходимо провести многомерный анализ.

ТАБЛИЦА 2

Показатели сходства и критерии изменчивости для выборок из разных частей ареала *Poa argunensis*

№	Признак	Сравниваемые выборки					
		Алтай—Забайкалье		Алтай—Хакасия		Забайкалье—Хакасия	
		r	I	r	I	r	I
1	Характер узлов	0.75	20.94	1	0	0.76	20.48
2	Опушение нижней цветковой чешуи	0.83	14.38	0.98	1.95	0.90	8.53
3	Наличие пучка длинных извилистых волосков на каллусе нижней цветковой чешуи	0.98	1.68	0.98	1.95	0.91	7.68
4	Опушение оси колоска	0.91	7.54	0.91	7.97	0.99	0.85
5	Соотношение между верхней колосковой и нижней цветковой чешуями	1	0	0.88	12.48	0.88	12.48
	$I_{общ.}$	10.40		5.20		11.44	
	$\bar{r}$	0.90		0.95		0.89	

Среди качественных признаков также нет ни одного, по которому бы исследованные расы достоверно различались, однако исследование частоты их встречаемости представляет даже больший интерес. В отличие от количественных признаков, которые в большинстве своем отражают лишь норму реакции на условия окружающей среды (а она может быть достаточно широкой), качественные признаки являются отражением генотипа и не зависят в данном случае от условий произрастания.

Исследовалось 5 качественных признаков: состояние верхних узлов (открытых или скрытых влагалищами нижних листьев), характер опушения нижних цветковых чешуй (5 состояний признака), наличие или отсутствие пучка длинных извилистых волосков на каллусе нижней цветковой чешуи, опушение оси колоска и соотношение между верхней колосковой и нижней цветковой чешуями (3 состояния). Для вычисления показателя сходства использовались усредненные значения частот для каждой расы и на основании этих показателей вычислялся критерий изменчивости *I* для сравниваемых попарно выборок. Сравнение выборок с Алтая и из Забайкалья показало, что по признаку *1 I* существенно превышает

табличное значение, следовательно, разница между алтайской и забайкальской выборками по этому признаку достоверна на высоком уровне. Это действительно так: у алтайских растений, когда бы они ни были собраны, открытые узлы не были отмечены ни разу. По опушению нижних цветковых чешуй разница между популяциями проявляется с высокой степенью достоверности ($p = 0.01$). По признаку *3* достоверной разницы не обнаружено, а по *4* разница достоверна на уровне 0.01. По признаку *5* алтайская и забайкальская выборки идентичны (табл. 2).

Сравнение алтайских и хакасских выборок показало, что по признаку *1* между ними вообще нет различий (как в Хакасии, так и на Алтае не были обнаружены растения с открытыми узлами). По признакам *2* и *3* достоверной разницы между выборками нет, по *4* разница достоверна на 1%-м уровне значимости, а по *5* алтайская и хакасская выборки различаются на уровне значимости 0.05. Между забайкальской и хакасской выборками по признаку *1* разница велика и достоверна, по признакам *2* и *5* достоверна на 5%-м уровне значимости, по *3* выборки различаются на 1%-м уровне, по *4* разница статистически недостоверна. Вычисление усредненного критерия идентичности и проверка его по таблице критических значений показали, что между алтайской и хакасской эколого-географическими расами различия несущественны, между алтайской и забайкальской разница высокодостоверна, а между хакасской и забайкальской разница достоверна на 1%-м уровне значимости. Однако это лишь предварительные результаты, так как они получены на основании усредненных данных. Внутри каждой популяции эти признаки варьируют по-разному, и для точной оценки необходимо попарное сравнение популяций внутри каждой расы, что требует очень большого объема вычислительных работ и составления специальной программы.

Особый интерес представляют признаки, на основании которых *P. argunensis* var. *tshuensis* был отнесен к *P. rangkulensis*. Это наличие вегетативных побегов в дерновине и многочисленных плотных остатков влагалищ, образующих утолщения при основании генеративных побегов. При изучении биоморфологических особенностей *P. argunensis* в пределах СССР не выявлено существенных различий между расами. Как в алтайских, так и в забайкальских популяциях нижние листья генеративных побегов были в разной степени сближены, в отдельных случаях по нескольку пластинок нижних листьев отходило почти на одном уровне. Что касается наличия вегетативных побегов в дерновине var. *tshuensis*, изучение секции *Stenopoa* в Южной Сибири показало, что у наиболее ксероморфных ее видов (*P. argunensis, P. botryoides* Trin., *P. dahurica* Trin.) этот признак встречается достаточно часто, нередко таких побегов образуется очень много, их длина в июле может достигать 7—8 см. Как правило, такие длинные и густые вегетативные побеги образуются в относительно влажных местообитаниях. При этом не всегда наблюдаются утолщения при основании генеративных побегов. Растения с плотными многочисленными остатками влагалищ и многочисленными вегетативными побегами встречались как в Забайкалье, так и в Хакасии и на Алтае, однако не все алтайские особи имели такую жизненную форму, хотя там она встречается значительно чаще. В Забайкалье эта форма встречается в целом реже как у *P. argunensis*, так и у других близких видов, что можно объяснить иными экологическими условиями.

Специальное изучение этой формы показало, что она существенно не отличается от характерной для *P. argunensis* ни по количеству листьев, ни по возрасту вегетативных побегов (все побеги одновозрастные). Разница заключается, скорее, в количестве вегетативных побегов, причем между формами нет резкой границы, а существуют плавные переходы даже в пределах одной популяции.

Проведенные исследования подтверждают неоднородность *P. argunensis* и существование определенных различий между выборками с Алтая, из Хакасии и Забайкалья. Если по варьированию количественных признаков, большинство из

которых зависит от условий окружающей среды, наблюдается несколько большее сходство между забайкальской и хакасской выборками, что можно объяснить сходными условиями существования, то анализ изменчивости качественных признаков указывает на большее сходство между выборками Алтая и Хакасии. Это можно объяснить двояко: либо на территории Забайкалья действительно существует иной вид (или сосуществуют 2 близких) и требуется более внимательный поиск надежных дискриминаторов, либо и алтайская, и хакасская расы испытывают (или испытали в прошлом) влияние видов родства *P. glauca*. В высокогорьях Алтая это могут быть виды группы *P. glauca* — *P. altaica* Trin., а в Хакасии — *P. reverdattoi* Roshev., который Цвелев (1976) также относит к *P. glauca* в качестве подвида. Как бы то ни было, а исследование качественных признаков указывает на наметившуюся дифференциацию генотипов.

Анализ изменчивости количественных признаков показывает, что среди забайкальских популяций очень высока эколого-географическая межпопуляционная изменчивость, что свидетельствует о происходящей дифференциации отдельных популяций.

Согласно вышеизложенному, правомерность отнесения var. *tshuensis* к *P. rangkulensis* вызывает сомнения. Во-первых, основные признаки (наличие вегетативных побегов в дерновине), по которым var. *tshuensis* относится к *P. rangkulensis*, встречаются и у других близких видов; некоторые важные признаки, касающиеся цветка, приведенные в диагнозе *P. rangkulensis*, не соответствуют *P. argunensis* var. *tshuensis*. Во-вторых, вид *P. argunensis* не однороден по своему составу, а некоторые его популяции не отличаются от забайкальских и хакасских. Однако для решения этого вопроса необходимо ознакомиться с типовым материалом и изучить популяции *P. rangkulensis* в природе.

Автор выражает глубокую признательность научному сотруднику НИИ биологии и биофизики при Томском университете Н. В. Паршиной за консультации при статистической обработке данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Животовский Л. А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биол. 1979. Т. 40. № 4. С. 587—602. — *Животовский Л. А.* Показатель популяционной изменчивости // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38—44. — *Лакин Г. Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 293 с. — *Намзалов Б. Б.* О криофитных ленскотипчаковых степях Тувы и юго-восточного Алтая // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. 1989. Вып. 3. С. 82—89. — *Намзалов Б. Б.* Опыт крупномасштабного картирования растительности гор юго-восточного Алтая // Геоботаническое картографирование 1990. Л.: Наука, 1990. С. 77—79. — *Овчинников П. Н., Чукавина А. П.* Новые виды мятликов из Таджикистана // Изв. Отд. естеств. наук АН ТаджССР. 1956. Т. 17. № 40. С. 37—44. — *Ревердатто В. В.* Флора Красноярского края. Вып. 2. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1964. 146 с. — *Рожевиц Р. Ю.* Род *Poa* L. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 2. С. 366—426. — *Сергиевская Л. П.* К изучению злаков Сибири // Систем. заметки по материалам гербария Томск. ун-та. 1957. Вып. 81. С. 7—10. — *Урбах В. Ю.* Биометрические методы. М.: Наука, 1964. 416 с. — *Цвелев Н. Н.* Растения Центральной Азии. Вып. 4. Л.: Наука, 1968. 246 с. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

Томский государственный университет

Получено 26 VI 1991

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 635.965.285.3(479)
© 1992

Г. Л. Кудряшова

КОНСПЕКТ ВИДОВ РОДА *ALLIUM* (*ALLIACEAE*) КАВКАЗА

G. L. KUDRYASHOVA. THE SYNOPSIS OF THE SPECIES OF THE GENUS *ALLIUM* (*ALLIACEAE*) FROM THE CAUCASUS

Приведен список дикорастущих и натурализовавшихся видов рода *Allium*.

Представляемый список дикорастущих и натурализовавшихся видов рода *Allium* Кавказа является предварительным и кратким вариантом обзора, подготовленного для издания «Конспекта флоры Кавказа». Виды расположены по системе, принятой Н. Б. Чолокашвили (1975). Для видов указываются только автор и год описания, если эти виды приведены во «Флоре СССР» (Введенский, 1935), «Флоре Кавказа» (Гроссгейм, 1928, 1940), в республиканских и региональных флорах и в работах С. К. Черепанова (1973, 1981). В случае расхождения с перечисленными изданиями синонимика и цитация приводятся полностью.

Распространение видов (гербарии LE, TBI, ERE) приводится по основным районам, принятым для «Конспекта» (Меницкий, 1986). Учтены приводимые в литературе сведения о местонахождениях, не указанных во «Флоре СССР», «Флоре Кавказа», в республиканских и региональных флорах.

Alliaceae J. G. Agardh.
Allium L.

Subgen. 1. *Rhizirideum* (Koch) Wendelbo

Sect. 1. *Anguinum* G. Don f. ex Koch

1. *A. victorialis* L. 1753. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ.

Sect. 2. *Rhizirideum* G. Don ex Koch

2. *A. albidum* Fisch. ex Bieb. 1819. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

Sect. 3. *Schoenoprasum* Koch

3. *A. schoenoprasum* L. 1753. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

Sect. 4. *Oreiprason* F. Herm.

4. *A. saxatile* Bieb. 1798. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ.
5. *A. globosum* Bieb. ex Redoute, 1807. — ЗК; ЦК; ЗЗ; ЦЗ; ЮЗЗ. Указан для ЗП (Танфильев, Кононов, 1987 : 26).
6. *A. albovianum* Vved. 1935. — *A. otschiauriae* Tscholok. 1965, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) 25 : 100. — ЗЗ. — Эндемик.
7. *A. gunibicum* Miscz. ex Grossh. 1928. — *A. mirzajevii* Tscholok. 1965, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) : 87 — *A. charadzeae* Tscholok. 1965, цит. соч.: 92. — *A. chevsuricum* Tscholok. 1965, цит. соч. : 94. — *A. salthynicum* Tscholok. 1965, цит. соч. : 98. — ВК. — Эндемик.
8. *A. daghestanicum* A. Grossh. 1928. — ВК. — Эндемик.

9. *A. samurense* Tscholok. 1967. — ВК. — Эндемик.
Sect. 5. *Reticulato-bulbosa* R. Kam.
10. *A. pseudostrictum* Albov, 1895. — *A. adzharicum* M. Pop. 1941. — *A. szovitsii* auct. non Regel: Vved. 1935 et auct. fl. cauc. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.
11. *A. szovitsii* Regel, 1875. — ВЗ; ЮЗ. — Эндемик.
12. *A. scabriscapum* Boiss. et Kotschy, 1853. — ЮЗ.

Subgen. 2. *Allium*

Sect. 7. *Allium*
13. *A. rotundum* L. 1762. — *A. waldsteinii* G. Don f. 1827. — *A. cilicicum* Boiss. 1846. — *A. gracilescens* Somm. et Lévier, 1893. — *A. jalae* Vved. 1934. — *A. scorodoprasum* subsp. *rotundum* (L.) Stearn. 1978, Ann. Mus. Goulandris, 4 : 178. Все районы Кавказа.
14. *A. erubescens* C. Koch, 1849. — ВК; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗП и ЗК (Косенко, 1970 : 25; Галушко, 1978 : 164; Танфильев, Кононов, 1987 : 26). Возможно, указание относится к одной из изменчивых форм *A. rotundum*.
15. *A. gramineum* C. Koch, 1849. — *A. fominianum* Miscz. ex Grossh. 1924. — ЦЗ; ЮЗ.
16. *A. ponticum* Miscz. ex Grossh. 1928. — ЗЗ; ЦЗ.
17. *A. leucanthum* C. Koch, 1849. — ВП; ВЗ; ЮЗ.
18. *A. atroviolaceum* Boiss. 1846. — ЗП; ВП; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
19. *A. pseudoampeloprasum* Miscz. ex Grossh. 1928. — ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.
20. *A. talyschense* Miscz. ex Grossh. 1928. — Т.
21. *A. fuscoviolaceum* Fomin, 1909. — ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗП (Танфильев, Кононов, 1987 : 26). Указание сомнительно, так как там обитает замещающий его *A. sphaerocephalon* L.
22. *A. sphaerocephalon* L. 1753. — ЗП.
23. *A. dictyoprasum* C. A. Mey. ex Kunth, 1843. — *A. viride* Grossh. 1928. — ЮЗ; Т.
24. *A. affine* Ledeb. 1852. — ВК; ВЗ; ЮЗ; Т.
25. *A. aucheri* Boiss. 1846. — ЦЗ; ЮЗЗ.
26. *A. vineale* L. 1753. — ЗЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.
Sect. 8. *Scorodon* Koch
27. *A. moschatum* L. 1753. — ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЗП (Танфильев, Кононов, 1987 : 26). Указание, по-видимому, относится к *A. inaequale* Janka, который авторы считают тождественным *A. moschatum*.
28. *A. inaequale* Janka, 1860. — ЗП; ВП; ВК.
29. *A. callidictyon* C. A. Mey. ex Kunth, 1843. — ЮЗ.
30. *A. rubellum* Bieb. 1808. — ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; Т.
Sect. 9. *Codonoprasum* Koch
31. *A. convallarioides* Grossh. 1924. — *A. myrianthum* Boiss. 1844. — ВЗ; ЮЗ; Т.
32. *A. stamineum* Boiss. 1859. — ЮЗ.
33. *A. pseudoflavum* Vved. 1934. — ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; Т. Ошибочно указан для ЗП (Гроссгейм, 1940 : 132; Косенко, 1970 : 526; Галушко, 1978 : 162; Танфильев, Кононов, 1987 : 26). Эти указания относятся к *A. paczoskianum* Tuzs., согласно гербарию и собственным наблюдениям (Кудряшова, 1988).
34. *A. paczoskianum* Tuzs. 1913. — *A. pseudopulchellum* Omelcz. 1962. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ.
35. *A. kunthianum* Vved. 1935. — ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.
36. *A. rupestre* Stev. 1812. — ЗП; ВП; ЗК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ.
37. *A. paniculatum* L. 1759. — *A. karsianum* Fomin, 1909. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

38. *A. oleraceum* L. 1753. — ВК. Указан для ЗП, окр. г. Ставрополя (Танфильев, Кононов, 1987 : 26).
39. *A. lenkoranicum* Miscz. ex Grossh. 1928. — Т.

Subgen. 3. *Amerallium* Traub.

Sect. 10. *Molium* G. Don ex Koch
40. *A. candolleanum* Albov, 1895. — *A. circassicum* Kolak. 1955. — ЗК; ЗЗ. — Эндемик.
Sect. 11. *Briseis* (Salisb.) Stearn
41. *A. paradoxum* (Bieb.) G. Don f. 1827. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.
Sect. 12. *Ophioscordon* (Wallr.) Vved.
42. *A. ursinum* L. 1753. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ.

Subgen. 4. *Melanocrommyum* (Webb. et Berth.) Rouy

Sect. 13. *Porphyroprason* Ekberg
43. *A. oreophilum* C. A. Mey. 1831. — ВК; ВЗ. Указан также для ЦК (Галушко, 1973 : 324; 1978 : 167).
Sect. 14. *Acanthoprason* Wendelbo
44. *A. akaka* S. G. Gmelin ex Schult. et Schult. f. 1830. — *A. derderianum* auct. non Regel: Vved. 1935. — ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
45. *A. woronowii* Miscz. ex Grossh. 1928. — ЮЗ.
Sect. 15. *Kaloprasum* C. Koch
46. *A. caspium* (Pall.) Bieb. 1808 — ВП.
Sect. 16. *Melanocrommyum* Webb. et Berth.
47. *A. cardiostemon* Fisch. et Mey. 1840. — ЮЗЗ; ЮЗ.
48. *A. mariae* E. Bordz. 1915. — ЮЗ. — Эндемик.
49. *A. leonidis* Grossh. 1936. — ЮЗЗ; ЮЗ. — Эндемик.
50. *A. decipiens* Fisch. ex Schult. et Schult. f. 1830. — ЗП; ЦК; СЗЗ.
51. *A. grande* Lipsky, 1894. — ВК. — Эндемик.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Введенский А. И. Род *Allium* L. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 141—280. — *Галушко А. И.* Новые и редкие растения Северного Кавказа // Нов. сист. высш. раст. 1973. Т. 10. С. 324—330. — *Галушко А. И.* Флора Северного Кавказа. Определитель. Т. 1. Ростов: Изд-во Ростовск. ун-та, 1978. 318 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. Т. 1. 1-е изд. Тифлис: Изд-во Наркомзема, 1928. 296 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. Т. 2. 2-е изд. Баку: Изд-во Азерб. филиала АН СССР, 1940. 284 с. — *Косенко И. С.* Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М.: Колос, 1970. 614 с. — *Кудряшова Г. Л.* Род *Allium* секции *Codonoprasum* (подсекция *Longistamineum*) флоры СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1397—1401. — *Меницкий Ю. Л.* Обзор рода *Thymus* L. (*Lamiaceae*) флоры Кавказа // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 117—142. — *Танфильев В. Н., Кононов В. Н.* Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь: Ставрополькраймашинформ, 1987. 114 с. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР». Т. 1—30. Л.: Наука, 1973. 667 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с. — *Чолокашвили Н. Б.* К изучению системы рода *Allium* L. // Зам. по сист. и геогр. раст. Тбилиси, 1975. Вып. 31. С. 36—54.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук
Санкт-Петербург

Получено 13 XI 1991

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.4/.9+581.9
© 1992

Н. В. Степанов

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ

N. V. STEPANOV. ADDITION TO THE FLORA OF KRASNOYARSK REGION

Сообщается о 8 редких и 5 новых таксонах для Красноярского края и частично для Сибири. Приведены диагнозы для таксонов *Arctium* × *leiobardanum* и *Lilium pilosiusculum* var. *albo-viridiflorum*.

Со времени опубликования наших работ (Назимова, Степанов, 1988; Степанов, 1990) появились новые сведения о ряде таксонов с территории Амыльского геоботанического округа (Красноборов, 1976) Западного Саяна. Гербарные образцы упоминающихся в данной статье таксонов переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и частично в гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (NS), Красноярского пединститута (KRAS) и Красноярского университета (KGU). Латинские названия даны по сводке С. К. Черепанова (1981). За ценные советы и помощь выражаю искреннюю благодарность И. М. Красноборову.

Редкие для флоры Красноярского края таксоны

Oreopteris limbosperma (All.) Holub. Известно несколько местонахождений с Восточного Саяна (Черепнин, 1957). Позднее вид приводится И. М. Красноборовым (1976) для пограничного с Восточным Саяном Шандынского геоботанического округа (хр. Шандын). Обнаружен в центральной части Западного Саяна на северо-восточной части хр. Кулумыс, в кедрово-пихтовой тайге, близ верхней границы леса, по заросшему сфагнумом руслу ручья.

Cystopteris altajensis Gureeva. Вид, недавно описанный И. И. Гуреевой (1984, 1985) с Алтая (Телецкое оз.), которая также приводит его для трех пунктов Западного Саяна (западная часть на стыке с Алтаем). Обнаружен на затененных участках скал восточной экспозиции по р. Бол. Кебеж и его притокам, значительно восточнее известных местонахождений.

Malus baccata (L.) Borkh. (*M. pallasiana* Juz.). Одно изолированное местонахождение в Каратузском р-не указывалось О. А. Связевой (1980). Позднее во «Флоре Сибири» В. И. Курбатским (1988a) для Красноярского края вид не приводится. Встречен нами неоднократно в Ермаковском р-не: по логам и березовым колкам у д. Григорьевки, а также в смешанных лесах (сосняк с березой орляково-разнотравный), в тайге и по берегам рек в бассейне р. Бол. Кебеж.

Tilia cordata Mill. Л. М. Черепниным (1963) и А. В. Положий (1977) для края не приводится. Впервые указан для окр. д. Савельевки Шушенского (в настоящее время Ермаковского) р-на как завезенный поселенцами из Черниговской губ. в 1910 г. (Назимова, 1967). В последнее время обнаружено еще несколько местонахождений липы сердцевидной в окр. д. Солбы Ермаковского р-на. В вышеперечисленных пунктах вид неплохо возобновляется, полностью

адаптировался к местным условиям и, следовательно, подлежит включению во «Флору» края с указанием его адвентивного происхождения.

Sagina procumbens L. По Е. И. Штейнберг (1936), вид имеет евросибирско-североамериканское распространение. В Евразии его восточная граница проходит по югу Красноярского края (Колокольников, Гудошников, 1976), в Центральной Сибири не встречается (Пешкова, 1979). Для Дальнего Востока В. Н. Ворошиловым (1982) приводится как заносный. Из Красноярского края известны единичные сборы Черепнина с Западного Саяна (Черепнин, 1961), а также указания Н. М. Мартьянова (1923). Однако в связи с полным отсутствием образцов последнего автора Красноборов (1976) ставит под сомнение указания Мартьянова на широкое распространение вида в регионе. По нашим данным, *S. procumbens* достаточно часто встречается в бассейне р. Бол. Кебеж, преимущественно в нижнем и среднем его течении, где произрастает на береговой гальке. Замечено также, что в данном регионе вид встречается как сегетальный (на возделываемых землях).

Campanula rapunculoides L. А. А. Федоровым (1957), В. П. Амельченко и Л. А. Малаховой (1988) приводится для Красноярского края в окр. г. Енисейска. В специальной флористической сводке по краю (Положий, 1979) отсутствует. Обнаружен в Ермаковском р-не в двух пунктах: окр. пос. Танзыбей, на выгоне и у р. Мутной (приток р. Мал. Кебеж), близ зимника. Указанные местонахождения адвентивные. По наблюдениям 1985—1990 гг., растения неплохо плодоносили и имели хорошую жизненность.

Potentilla sajanensis Polozh. Эндемик Западного Саяна. Известен только из классического местонахождения с Мирского хр. (Курбатский, 1988б). Нами обнаружен значительно восточнее: северо-восточная часть Ойского хр., скалы южной экспозиции, у верхней границы леса.

Arctium × *leiobardanum* Juz. et C. Serg., nom. nud. Ранее нами уже сообщалось о находке этого гибридогенного вида в Красноярском крае (Степанов, 1990). Однако видовое название до сих пор не было действительно обнародованным, так как отсутствуют латинский диагноз и тип таксона. *Arctium* × *leiobardanum* достаточно хорошо отличается от родительских видов (*A. leiospermum* Juz. et C. Serg., *A. tomentosum* Mill.) и легко возобновляется (неповрежденные насекомыми семена хорошо прорастают). Таким образом, мы восполняем пробел и предлагаем описание таксона.

Arctium × leiobardanum Juz. et C. Serg. ex Stepanov hybr. nov.; Юз. и К. Серг. 1962, Фл. СССР, 27 : 105 nom. nud. — *A. leiospermum* Juz. et C. Serg. × ×*A. tomentosum* Mill.

Planta 150—180 cm alt. Caulis sulcatus, erubescens. Laminae foliorum late ovoideae, basibus cordatis vel truncatis (folia terminalia), marginibus parvi-aculeato-dentatis. Inflorescentia communis racemoso-corymbosa. Calathidia in gregibus, globosa, 2.5—3.8 cm in diam. (sine spinis — 1.3—2.3 cm in diam.), pedunculis 1—5 cm lg. Involucri phylla 1.3—1.8 cm, interna superne dilatata, purpurea, spinis rectis vel leviter flexis, pilis in paginuis dorsalibus appositis. Corolla 8—10 mm, tubus corollae 4—5 mm, limbus — 3.5—4.5 mm lg. Achenia costata, 6—8 mm lg, elongato-ovoidea, valde rugosa, olivaceo-ochracea, maculis atro-fuscis. Pappus 2—3 mm lg.

Typus: Prov. Krasnojarsk, distr. Ermakovskij, Sajan Occidentalis, in viciniis pagi Czernaja Reczka, ad viae marginem, 10 VIII 1988, N. Stepanov (LE, isotypi — LE, KRAS, KGU).

Affinitas: Species hybridogena. Species parentales — *A. leiospermum* et *A. tomentosum*, a quarum dimensionibus magnis differt. Ab *A. tomentoso* Mill. constitutione calathidiorum et involucris parcius arachnoideis differt. Ab *A. leiospermo* Juz. et. C. Serg. involucri phyllis internis in superne purpureis, dilatatis et spinis rectis vel leviter flexis differt.

Растение 150—180 см выс. Стебель бороздчатый, краснеющий. Листовые пластинки широко-яйцевидные или усеченные (верхние листья), по краю мел-

ко-шиповидно-зубчатые. Общее соцветие кистевидно-щитковидное. Корзинки в группах, шаровидные, 2.5—3.8 см в диам. (без остроконечий — 1.3—2.3 см), расположенные на цветоносах 1—5 см дл. Листочки обертки 1.3—1.8 см дл., внутренние сверху расширены, пурпуровые, с прямыми или слабо загнутыми остроконечиями, на спинной стороне с прилегающими волосками. Венчик 8—10 мм, трубка венчика 4—5 мм, отгиб 3.4—4.5 мм дл. Семянки ребристые, 6—8 мм дл., удлиненно-яйцевидные, сильно морщинистые, оливково-охристого цвета с темно-бурыми пятнами. Хохолок 2—3 мм дл.

Тип: Красноярский край, Ермаковский р-н, Западный Саян, окр. д. Черная Речка, у обочины дороги, 10 VIII 1988, Н. В. Степанов (LE; изотипы — LE, KRAS, KGU).

Родство: Гибридогенный вид. Родительские виды — *A. leiospermum* и *A. tomentosum*, от которых отличается более крупными размерами. От *A. tomentosum* отличается конституцией корзинок, оберток и меньшей их паутинистостью, от *A. leiospermum* — сверху пурпуровыми и расширенными внутренними листочками обертки и прямыми или слабо загнутыми остроконечиями на них.

Новые для флоры Красноярского края таксоны

Stellaria dahurica Willd. ex Schlecht. Довольно распространенный в Туве вид, встречается по сырым местам высотой до 2500 м над ур. м. (Красноборов, 1976; Данилова, 1984). Собран в Ермаковском р-не, в 45 км к югу от пос. Танзыбей, у Полки (перевал через восточную часть хр. Кулумыс), в субальпийском поясе, между камнями по руслу пересохшего ключа.

Veronica polita Fries. Распространение почти космополитное. А. Г. Еленевский (1978) приводит этот вид для европейской части СССР. К востоку от Саратова и Волгограда в СССР не известен. Данных о произрастании этого вида в Сибири нами не обнаружено. *V. polita* широко распространен в Ермаковском р-не на приусадебных участках как сорняк (пос. Танзыбей). По-видимому, занесен с посадочным материалом.

Aconitum leucostomum Worosch. Широко распространен на Алтае. Для Западного Саяна известен из двух пунктов (Красноборов, 1976). Обнаружен в Ермаковском р-не на северо-восточной части Кулумысского хр., у верхней границы леса, на осыпях.

Juncus effusus L. Активный адвентивный вид, распространение которого почти космополитное. В Сибири известен из двух местонахождений из Алтайского края (Ковтонюк, 1987). Обнаружен в 30 км от пос. Танзыбей на заиленной косе р. Киримзюль (приток р. Бол. Кебеж). Исследованные образцы по таким признакам, как скученное соцветие, прицветный лист до 15 см дл. и пурпурово-коричневые влагалища, приближаются к *J. conglomeratus* L.

Lilium pilosiusculum (Freyn) Miscz. Обнаружена белоцветковая раса. М. В. Баранова (1983, 1990) для Красноярского края приводит *Lilium martagon* L. subsp. *martagon* f. *album* (Weston) G. Beck с белыми без пятен цветками: встречается также в Швейцарии и Польше (описан из Европы). В Сибири, согласно Н. В. Власовой (1987), произрастает близкородственный вид — *L. pilosiusculum* (*L. martagon* subsp. *pilosiusculum*). В нашем случае исследованные растения отличаются белыми листочками околоцветника с бледно-розовыми пятнами и зеленоватыми основаниями. Приводим описание данной разновидности.

Lilium pilosiusculum **var.** ***albo-viridiflorum*** **Stepanov var. nov.** — Perianthii phylla alba, maculis pallido-roseis, viridia in base.

Typus: Prov. Krasnojarsk, distr. Ermakovskij, in viciniis pagi Osinivka (Pokrovka), in Betuletom pteridioso-variiherbosom, 12 VI 1990, N. Stepanov (LE).

Листочки околоцветника с бледно-розовыми пятнами, в основании зеленые.

Т и п: Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. дер. Осиновки (Покровки). Березняк орляково-разнотравный, 12 VI 1990, Н. В. Степанов (LE).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амельченко В. П., Малахова Л. А. Колокольчик рапунцелевидный — *Campanula rapunculoides* L. // Биоэкологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск: Наука, 1988. С. 58—68. — *Баранова М. В.* Лилии. Виды природной флоры СССР // Цветоводство. 1983. № 5. С. 17—19. — *Баранова М. В.* Лилии. Л.: Агропромиздат, 1990. 384 с. — *Власова Н. В.* Род *Lilium* L. // Флора Сибири. *Araceae — Orchidaceae*. Новосибирск: Наука, 1987. С. 96—99. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Гуреева И. И.* Папоротники во флоре Южной Сибири. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1984. № 3921-84 Деп. 20 с. — *Гуреева И. И.* Новый вид рода *Cystopteris* Bernh. из Южной Сибири // Сист. зам. Герб. им. П. Н. Крылова. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1985. Т. 87. С. 5—8. — *Данилов М. П.* Сем. 30. *Caryophyllaceae* Juss. — Гвоздичные // Определитель растений Тувинской АССР. Новосибирск: Наука, 1984. С. 52—62. — *Еленевский А. Г.* Систематика и география вероник СССР и прилегающих стран. М.: Наука, 1978. 259 с. — *Ковтонюк Н. К.* Сем. *Juncaceae* — Ситниковые // Флора Сибири. *Araceae — Orchidaceae*. Новосибирск: Наука, 1987. С. 16—43. — *Колокольников Л. Б., Гудошников С. В.* Сем. *Caryophyllaceae* — Гвоздичные // Флора Красноярского края. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1976. Вып. 5. Ч. 3. С. 4—38. — *Красноборов И. М.* Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука, 1976. 380 с. — *Курбатский В. И.* Род *Malus* Mill. // Флора Сибири. *Rosaceae*. Новосибирск: Наука, 1988а. С. 25. — *Курбатский В. И.* Род *Potentilla* L. // Там же. 1988б. С. 38—83. — *Мартьянов Н. М.* Флора Южного Енисея. Ежегодник Гос. музея им. Мартьянова. Т. 1. Вып. 2. Минусинск, 1923. 184 с. — *Назимова Д. И.* Реликты неморальной флоры в лесах Западного Саяна // Лесоведение. 1967. № 3. С. 76—88. — *Назимова Д. И., Степанов Н. В.* Новые и редкие виды во флоре Красноярского края // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1761—1763. — *Пешкова Г. А.* Сем. *Caryophyllaceae* — Гвоздичные // Флора Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. Т. 1. С. 308—334. — *Положий А. В.* Сем. *Tiliaceae* — Липовые // Флора Красноярского края. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1977. Вып. 7. С. 18. — *Положий А. В.* Сем. *Campanulaceae* — Колокольчиковые // Там же. 1979. Вып. 9. Ч. 2. С. 62—68. — *Связева О. А.* Сем. *Rosaceae* Juss. — Розоцветные // Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1980. Т. 2. С. 37—116. — *Степанов Н. В.* Флористические находки в Красноярском крае // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 725—729. — *Федоров Ан. А.* Сем. *Campanulaceae* Juss. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 24. С. 126—450. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Черепнин Л. М.* Флора южной части Красноярского края. Красноярск, 1957. Вып. 1. 96 с.; 1961. Вып. 3. 252 с. — *Черепнин Л. М.* Флора южной части Красноярского края // Уч. зап. Пед. ин-та. Красноярск, 1963. Т. 24. Вып. 4. С. 3—270. — *Штейнберг Е. И.* Род *Sagina* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 6. С. 471—475.

Красноярский государственный университет

Получено 21 I 1991

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.08 : 581.3
© 1992

О. П. Камелина, О. Б. Проскурина, Н. А. Жинкина

К МЕТОДИКЕ ОКРАСКИ ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕПАРАТОВ

O. P. KAMELINA, O. B. PROSKURINA, N. A. ZHINKINA. ON THE METHOD OF STAINING OF EMBRYOLOGICAL PREPARATIONS

Подробно описывается методика тройной окраски постоянных препаратов, применяемая при светооптическом изучении эмбриональных структур у растений.

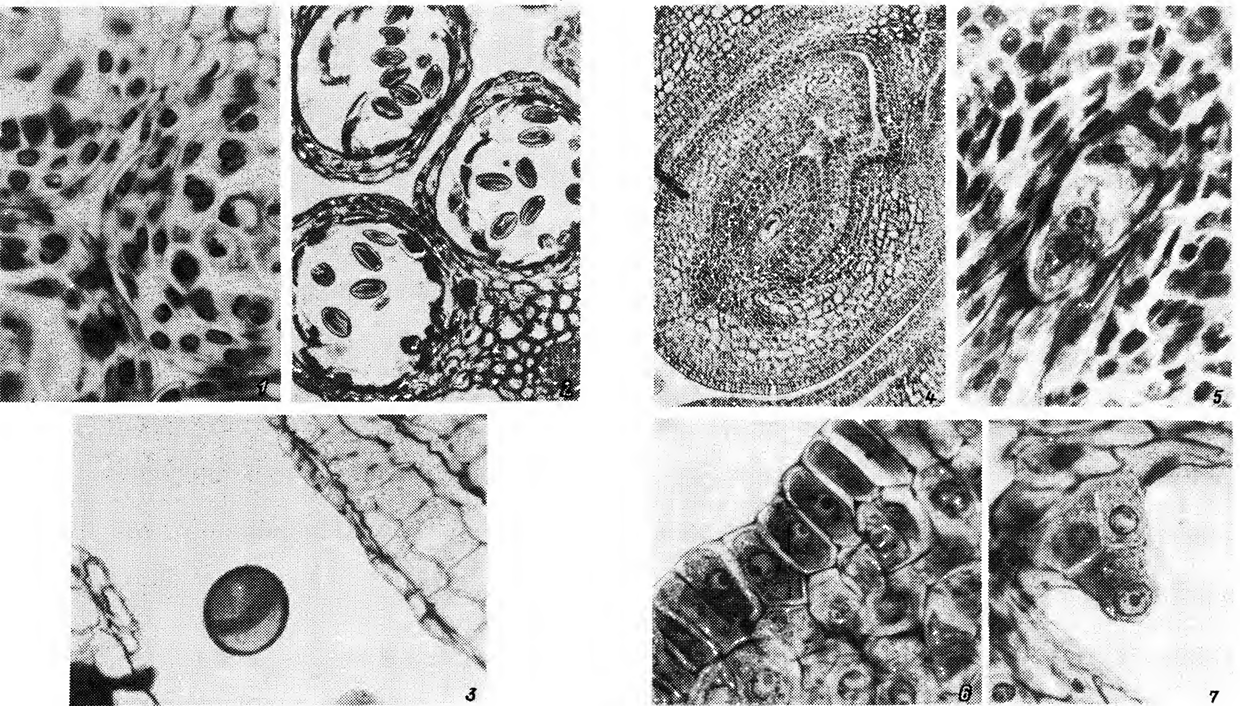
Руководствуясь в приготовлении препаратов для исследования на светооптическом уровне эмбриональных структур у цветковых растений общепринятыми цитологическими и цитоэмбриологическими методиками (Прозина, 1960; Дженсен, 1965; Паламарчук, Веселова, 1969; Паушева, 1970), мы в процессе работы подобрали довольно удачный вариант тройной окраски постоянных препаратов (Камелина и др., 1991), которым пользуемся уже продолжительное время. Эта окраска проверена на большом количестве объектов, исследованных при обработке материала для 5-томного издания «Сравнительной эмбриологии цветковых растений» (Л.: Наука, 1981—1990). В препаратах, окрашенных таким способом, четко выявляются все основные структуры, генезис которых можно проследить с полной достоверностью, по ним удобно делать рисунки и микрофотографии. В настоящем сообщении мы не только подробно излагаем сам способ окраски, но и кратко повторяем методику предварительной обработки материала и приготовления красителей, чтобы желающим применить ее не нужно было дополнительно обращаться к методической литературе.

Предварительная обработка материала

Материал для исследования фиксируется смесью FAA (100 мл 70-градусного спирта : 7 мл 40%-го продажного формалина : 7 мл ледяной уксусной кислоты), в которой он находится в течение недели и более в зависимости от величины объекта, затем отмывается 70-градусным спиртом, обезвоживается серией спиртов повышающейся концентрации, проводится через смеси спирта и хлороформа, чистый хлороформ и заключается в парафин. FAA удобен при полевых и массовых фиксациях, но использовать можно и любой другой фиксатор. Препараты приготовляются по общепринятой методике.

Приготовление реактивов

Реактив Шиффа (по способу Пешкова). 0.5 г фуксина основного для фуксинсернистой кислоты растворяется в 90 мл кипящей дистиллированной воды, остужается до 50 °С, к нему приливается 2 мл концентрированной соляной



Примеры применения тройной окраски препаратов различных эмбриональных структур.

1, 2 — Shepherdia canadensis; *3* — Ostrowskia magnifica; *4, 5* — Hippophae rhamnoides; *6, 7* — Shepherdia argentea. Пыльник на стадии микроспороцитов (*1*), на стадии микроспор (*2*), с 2-клеточным пыльцевым зерном (*3*); семяпочка, общий вид (*4*), мегаспорогенез — диада 2-ядерных клеток (*5*); участок рыльца (*6*); проэмбрио (*7*). *1—3* — поперечные, *4—7* — продольные срезы.

кислоты, раствор остужается до 25 °С, затем к нему добавляется приготовленный раствор 2 г безводного сернистокислого натрия (Na_2SO_3 в 10 мл дистиллированной воды). Готовый реактив имеет соломенно-желтый цвет, хранится в холодильнике при 0—4 °С в плотно закрытой посуде.

Сернистые воды. В 100 мл дистиллированной воды растворяется 2 г безводного сернистокислого натрия (Na_2SO_3), к которому приливается 2 мл концентрированной HCl. Используется только свежеприготовленный реактив.

Гематоксилин по Эрлиху. 1 г гематоксилина растворяется в 50 мл абсолютного спирта (можно и в 96-градусном), к раствору добавляется 5 мл ледяной уксусной кислоты, 50 мл глицерина, 50 мл дистиллированной воды и 1.5 г алюмокалиевых квасцов. На дне посуды должен оставаться избыток квасцов. Созревает краситель 1 мес на свету в посуде, накрытой марлей или тонкой тканью, до приобретения винно-красного цвета. Признаками готовности маточного раствора являются запах вишневой патоки и полное отсутствие запаха уксусной кислоты. Для окраски используют маточный раствор, разбавленный в 3 раза дистиллированной водой.

Алциановый синий. 100 мг красителя растворяется в 100 мл 3%-й уксусной кислоты, т. е. приготавливается 0.1%-й раствор.

Предлагаемый вариант окраски эмбриологических препаратов включает в себя реакцию Фёльгена с подкраской алциановым синим и гематоксилином по Эрлиху.

Общая схема окраски

1. Толуол — I, II, III по 15 мин (для удаления парафина со срезов).
2. Спирт 96° — I, II, III по 15 мин (для удаления толуола).
3. Вода дистиллированная — I, II по 15 мин.
4. Холодный гидролиз: 1N HCl — 5, 5N HCl — 5, 1N HCl — 5 мин.
5. Реактив Шиффа — от 2 до 12 ч.
6. Сернистые воды — I, II, III по 5 мин (для удаления остатков фуксинсернистой кислоты).
7. Вода проточная водопроводная или часто сменяемая 2 ч.
8. Вода дистиллированная — 5 мин.
9. Кислота уксусная 3%-я — 5 мин.
10. Алциановый синий — 10—20 мин.
11. Кислота уксусная 3%-я — 5 мин.
12. Вода дистиллированная — I, II по 10 мин.
13. Гематоксилин по Эрлиху — 2—15 мин.
14. Вода водопроводная проточная или часто сменяемая — 20 мин (для полного проявления темно-фиолетового тона).
15. Вода дистиллированная — 5 мин.
16. Спирт 96° — I, II по 15 мин.
17. Спирт 100° — I, II по 15 мин.
18. Ксилол — I, II, III по 15 мин.
19. Бальзам.

При подкраске препаратов после реактива Шиффа следует соблюдать данную последовательность, т. е. сначала подкрашивать алциановым синим, а потом гематоксилином, так как в противном случае происходит раскрашивание цитоплазмы, окрашенной гематоксилином.

Необходимо указать на некоторые особенности окраски препаратов пыльников. Зрелые пыльцевые зерна, цитоплазма которых заполнена белком и другими запасными веществами, окрашиваются очень интенсивно, что затрудняет их просмотр, тогда как стенка пыльника окрашивается слабее. Чтобы избежать перекрашивания пыльцевых зерен и обеспечить нормальную окраску стенки

пыльника, следует погружать в раствор гематоксилина только половину препарата. В этом случае целесообразно пользоваться более концентрированным раствором красителя и ускорить процесс, чтобы не допустить высыхания непогруженной части препарата.

Препараты, окрашенные по предложенной методике, удобны для исследования, эстетичны, пригодны для приготовления цветных слайдов, хорошо воспринимаются, не резки для зрения. В них выявляются все структурные особенности клеток: оболочки (ярко-голубые), каллоза в оболочках микроспороцитов и тетрадах микроспор и мегаспор (от светло-голубой до темно-голубой в зависимости от плотности слоя), цитоплазма клеток (серовато-сиреневая разной интенсивности), оболочки ядер (темно-фиолетовые, почти черные), хроматин в ядрах (ярко-фиолетовый), ядрышки (темно-серые). Четко определяется строение оболочки пыльцевого зерна (темно-синяя интина, желтая прозрачная или реже фиолетовая экзина), орбикулы (окраска такая же, как у экзины), нитчатый аппарат в синергидах (ярко-синий) и др. При микрофотосъемке получаются четкие отпечатки (см. рисунок). Препараты хорошо сохраняются и длительное время не выцветают.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дженсен У. Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с. — *Камелина О. П., Проскурина О. Б., Жинкина Н. А. Способ окраски препаратов эмбриологических структур растений: А. с. № 1631424. 1991. БИ. № 8.* — *Паламарчук И. А., Веселова Т. Д.* Изучение растительной клетки. М.: Просвещение, 1969. 143 с. — *Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1980. 304 с. — *Прозина М. Н.* Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960. 206 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук
Санкт-Петербург

Получено 7 VIII 1991

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 98 : 581.9
© 1992

ПАМЯТИ ГАЛИНЫ МИХАЙЛОВНЫ ЛАДЫГИНОЙ (1929—1989)

N. P. LITVINOVA, E. I. RACHKOVSKAYA, Z. V. KARAMYSHEVA, V. L. BIANKI, E. A. VOLKOVA, I. T. FYODOROVA. TO THE MEMORY OF GALINA MIKHAILOVNA LADYGINA (1929—1989)

7 января 1989 г. скоропостижно скончалась Галина Михайловна Ладыгина,[1] старший научный сотрудник Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), кандидат биологических наук.

Галина Михайловна родилась 11 января 1929 г. в Ленинграде. Вся ее жизнь связана с этим городом: тяжелые годы блокады, учеба, работа...

В 1954 г. она закончила Ленинградский государственный университет (географический факультет по специальности ботаническая география) и с тех пор до последних дней все свои знания и энергию отдавала изучению растительности гор Средней Азии сначала на Памирской биологической станции АН Таджикской ССР, а затем — в Лаборатории географии и картографии БИН АН СССР, руководимой Е. М. Лавренко.

За три с лишним десятилетия Галина Михайловна внесла неоценимый вклад в изучение географии, биологии, экологии и систематики горных и высокогорных растений, определение биологической продуктивности растительных сообществ, в познание ботанико-географических закономерностей растительности. Одним из основных результатов ее деятельности явилась разработка типологии поясности растительности гор Средней Азии и выделение новых типов растительности (саванноиды и фриганоиды). Ее труды, высоко ценимые коллегами как в нашей стране, так и за рубежом, заслуженно считаются уникальными.

Почти ежегодно Г. М. Ладыгина организовывала картографические экспедиции, обследуя район за районом горы и долины Памиро-Алая, Бадахшана, Тянь-Шаня, Копетдага. Она участвовала в создании ряда фундаментальных картографических произведений, таких как «Карта растительности СССР» (1 : 4 000 000) для вузов (1990), «Карта растительности пустынь и гор Средней Азии и Казахстана» (1 : 2 500 000) (в печати), карта «Зоны и типы поясности растительности СССР» (для вузов) (готовится к печати).

Значителен ее вклад в изучение систематики и флористики горной флоры. В Гербарии БИН хранятся тысячи собранных ею гербарных образцов. Особенно важны исследования полыней (род *Artemisia*). Роду *Artemisia* была посвящена ее кандидатская диссертация, успешно защищенная в 1964 г. В честь Г. М. Ладыгиной названо несколько новых видов растений (*Artemisia galinae* Ikonn., *Eremogone ladyginae* Ikonn., *Silene ladyginae* Lazkov).

Глубокое знание растительности Средней Азии сделало Галину Михайловну признанным авторитетом среди геоботаников, которым она неизменно помогала, редактируя многочисленные труды, связанные с изучением горной растительности.

[1] Похоронена на Южном кладбище Санкт-Петербурга.

Много сил она отдала работе во Всесоюзном ботаническом обществе (с 1956 г.) как неизменный член Высокогорной комиссии, редактор издаваемых Комиссией трудов и участник 9 всесоюзных высокогорных совещаний.

Галиной Михайловной было опубликовано 57 научных работ, отредактировано 28 научно-справочных и учебных карт.

Галину Михайловну можно, бесспорно, считать преемницей русских женщин-путешественниц, имена которых увековечены на географических картах. Как и для них, для нее были характерны научная честность и полная отдача себя любимой работе. Окружающие, в особенности студенческая молодежь, прошедшая школу экспедиций Ладыгиной, очень ценили ее доброту, заботливость, умение сердечно поддержать каждого, кто в этом нуждался.

Всем нам — полевикам-«памирцам», коллегам по работе, членам Высокогорной комиссии Всесоюзного ботанического общества, многим ее преданным друзьям будет недоставать Галины Михайловны. Мы будем с любовью, с чувством огромной признательности и уважения вспоминать о ней.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Г. М. ЛАДЫГИНОЙ

1956

Растительные пояса на Заалайском и Алайском хребтах в бассейне Кашгарской Кзыл-Су // Изв. Отд. естеств. наук АН ТаджССР. Вып. 16. С. 165—173. (Совместно с К. В. Станюковичем, Л. Ф. Сидоровым, М. Б. Кривоноговой).

1959

О проверке метода определения возраста пустынных полукустарников по годовым кольцам и о влиянии абсолютной высоты на их возраст // Изв. Отд. естеств. наук АН ТаджССР. Вып. 2 (29). С. 115—120.

1960

О высотном распределении и некоторых вопросах динамики пустынь Горно-Бадахшанской автономной области // Проблемы ботаники. М., Л.: Изд-во АН СССР. Т. 5. С. 254—264.

1961

Динамика растительных сообществ высокогорий Памира // II Совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. Л. С. 39—40. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

Опыт комплексного изучения эдификаторов высокогорных пустынь Памира // III Совещ. по проблеме биокомплексов аридной зоны СССР. Тез. докл. Душанбе. С. 53—55. (Совместно с А. П. Стешенко, Р. М. Рейнус, Н. Н. Измайловой).

1962

К познанию растительности района ледника Федченко (долина реки Каинды) // Бот. журн. Т. 47. № 3. С. 381—388.

О закономерностях распределения растительности в бассейне р. Джаушангоз // Изв. Отд. с.-хоз. и биол. наук. Вып. 1. С. 32—40. (Совместно с С. С. Иконниковым).

1963

К вопросу изучения биологического запаса *Artemisia rhodantha* Rupr. на Памире // Тр. Памир. биол. станции АН ТаджССР. Т. 1. С. 181—188. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

Меры по сохранению и улучшению пустынных пастбищ в условиях высокогорий Памира // Колхозно-совхозное производство Таджикистана. № 8. С. 5—7. (Совместно с А. П. Стешенко).

Флористический очерк долины р. Каинды (бассейн р. Муксу) // Тр. Памир. биол. станции АН ТаджССР Т. 1. С. 135—150. (Совместно с С. С. Иконниковым).

1964

Полынники горного Бадахшана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 18 с.

1965

Новый вид рода *Artemisia* L. из высокогорий Памира // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 2. С. 246—251.

О биологической продуктивности сообществ Восточного Памира // III Совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. Л. С. 20—21. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

1966

Изучение растительных сообществ высокогорий Памира // Бот. журн. Т. 51. № 6. С. 792—800. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

Artemisia rhodantha Rupr., *A. korovinii* Poljak., *A. leucotricha* Krasch. ex Ladyg. // Список растений Гербария флоры СССР. Л.: Наука. Т. 16. С. 121—122.

1967

Многолетняя динамика полынников Горного Бадахшана // Проблемы ботаники. Фрунзе: Илим. Т. 9. С. 107—117.

Очерк флоры и растительности района озера Зоркуль // Растительность и растениеводческое освоение Памира. Душанбе: Дониш. Т. 1. С. 133—154. (Совместно с С. С. Иконниковым).

1969

Комплексное изучение эдификаторов высокогорных пустынь Памира // Проблемы освоения пустынь. № 1. С. 32—42. (Совместно с А. П. Стешенко, Н. Н. Измайловой, Н. П. Литвиновой и др.).

1970

О генезисе полыней Горного Бадахшана // Природные условия и реконструкция растений Памира. Душанбе: Дониш. С. 60—67.

Artemisia kuschakewiczii C. Winkl., *A. korshinskyi* Krasch. ex Poljak. // Список растений Гербария флоры СССР. Л.: Наука. Т. 18. С. 54—55.

1971

Продуктивность надземной и подземной фитомассы некоторых растительных сообществ высокогорий Памира // Биологическая продуктивность и круговорот

химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука. С. 150—156. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

Продуктивность степных сообществ Восточного Памира // V Совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. Л.; Баку. С. 200—202. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

1974

Вопросы поясности при районировании горных стран // IV Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Львов. С. 34—36.

К ритмам сезонного развития сообществ пустынного пояса Памира // VI Всесоюз. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. Ставрополь. С. 46—47. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

О поясности растительности Восточного Памира // Там же. С. 120—121.

Продуктивность некоторых луговых сообществ Восточного Памира // Проблемы ботаники. Л.: Наука. Т. 12. С. 275—285. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

1975

Восточный Памир // Ресурсы биосферы. Вып. 1. С. 181—186. (Совместно с Н. Н. Измайловой, Н. П. Литвиновой, А. П. Стешенко).

Climate altitudinal distribution and production of the Pamirs vegetation // XII Int. Bot. Congr. Abstracts. Л.: Наука. Т. 1. С. 155. (With N. P. Litvinova).

1977

Биологическая продуктивность основных типов растительности горных стран // Доклад-прогноз использования земельных ресурсов для Комиссии по изучению производительных сил при Президиуме АН СССР. М. С. 10—13. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

Вертикальное распределение растительности Восточного Памира // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука. С. 69—83.

О типе поясности Туркестано-Иранской горной провинции в связи с вопросами ботанико-географического районирования // V Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Тез. докл. Новосибирск. С. 49.

Особенности вертикального размещения растительности Алайского хребта // VII Всесоюз. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. Новосибирск. С. 89—90. (Совместно с Б. К. Ганнибалом).

Продукция сообществ *Stipa glareosa* P. Smirn. на Памире // Проблемы ботаники. Баку: ЭЛМ. Т. 13. С. 94—98. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

1978

Биологическая продуктивность горной растительности СССР // VI Делегат. съезд ВБО. Тез. докл. Кишинев. С. 207. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

1979

Род *Artemisia* L. // С. С. Иконников. Определитель высших растений Бадахшана. Л.: Наука. С. 344—348.

1982

О принципах выделения типов растительности в горах Средней Азии // VIII Всесоюз. совещ. по изучению флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. Свердловск. Вып. 2. С. 47.

Особенности растительности долины р. Кызылэшме (Алайский хребет) // Там же. С. 70. (Совместно с Н. Д. Рачковской).

1983

Совещание по «Карте растительности Казахстана и Средней Азии». М. 1 : 2 500 000 (15—16 марта 1983 г., Ленинград) // Проблемы освоения пустынь. № 5. С. 81—83. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

1984

E. I. Rachkovskaya, G. M. Ladigina, N. P. Litvinova, N. M. Kalibernova, N. I. Nikolskaya, I. N. Safronova. New principles of vegetation mapping of the Turan deserts and Middle Asia mountains. Abstract (English, French) // Матер. XII МКК (Австралия). Т. II. С. 805—806.

Особенности произрастания *Arctous alpina* (L.) Niedenzu в Тянь-Шане // Растительный покров и проблемы арктоальпийских флористических связей. Тез. докл. Апатиты. С. 64—65. (Совместно с С. С. Иконниковым).

Роль арктоальпийцев во флоре и растительности Памира // Там же. С. 57—58. (Совместно с С. С. Иконниковым).

1985

Вопросы картографирования растительности на Международном симпозиуме «Экология высокогорий» (Тбилиси—Казбеги, 1984) // Геоботаническое картографирование 1985. Л.: Наука. С. 86—90. (Совместно с С. А. Грибовой).

(Рецензия). Растительный покров Узбекистана. Ташкент, 1971—1984. Т. 1—4 // Узб. биол. журн. Т. 6. С. 28. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

Структура поясности растительности гор Средней Азии // Всесоюз. конф. по флоре и растительности высокогорий. Тез. докл. Владивосток. С. 81—83.

1986

Карта растительности Туркменской ССР. М. 1 : 4 000 000 // Энциклопедия Туркменской ССР. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

Новая обзорная карта растительности СССР // Геоботаническое картографирование 1986. Л.: Наука. С. 3—13. (Совместно с А. В. Беловым, С. А. Грибовой, И. С. Ильиной и др.).

Особенности структуры и устойчивости популяций высокогорных пустынь // Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях. М. С. 35—36. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

Типы высокогорной растительности Средней Азии // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука. С. 137—141.

Флора и растительность долины р. Кызылэшме (Алайский хребет) // Там же. С. 35—51. (Совместно с С. С. Иконниковым).

1987

Мелкомасштабное картографирование растительности гор Средней Азии // Картография в эпоху НТР: теория, методы, практика. Тез. докл. М. С. 249—250.

1988

Итоги ботанических исследований высокогорий Средней Азии (1960—1985) // Растительный мир высокогорных экосистем. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 48—78. (Совместно с Н. Н. Измайловой, С. С. Иконниковым, Н. П. Литвиновой и др.).

Структура растительного покрова гор на карте растительности Казахстана и Средней Азии // Актуальные вопросы ботаники в СССР. VIII Делегат. съезд ВБО. Тез. докл. Алма-Ата. С. 221. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

Artemisia saposhnikovii Krasch. ex Poljak. // Список растений Гербария флоры СССР. Л.: Наука. Т. 26. С. 21.

1989

Вопросы ботанико-географического районирования гор Средней Азии // Проблемы природного и с.-хоз. районирования и типологии сельских местностей СССР. Тез. докл. М. С. 163—164.

Карта растительности СССР (для высш. учебн. заведений). М. 1 : 4 000 000. М.: ГУГК. (Совместно с А. В. Беловым, И. И. Букс, С. А. Грибовой и др.).

1990

Обзорное картографирование растительности гор Средней Азии // Геоботаническое картографирование 1990. Л.: Наука. С. 3—39. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

Artemisia rutifolia Steph. ex Spreng. // Список растений Гербария флоры СССР. Л.: Наука. Т. 27. С. 87—88.

Н. П. Литвинова, Е. И. Рачковская,
З. В. Карамышева, В. Л. Бианки,
Е. А. Волкова, И. Г. Федорова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук
Санкт-Петербург

Получено 16 VIII 1991

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47+57) : 58
© 1992

МАРИЯ МИХАЙЛОВНА ЛОДКИНА (1917—1990)
(к 75-летию со дня рождения)

T. D. VYSHENSKAYA, M. F. DANILOVA. MARIA MIKHAILOVNA LODKINA (1917—1990) (TO THE 75-TH ANNIVERSARY FROM HER BIRTH)

5 февраля 1992 г. исполнилось 75 лет со дня рождения М. М. Лодкиной — ботаника-морфолога, более 40 лет проработавшей в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова.

М. М. родилась в семье врача в г. Ливны Орловской губернии. В 1938 г. закончила кафедру генетики Московского университета, до начала Великой Отечественной войны работала в Московском институте генетики, в лаборатории Д. Костова. Во время войны оставалась в Москве, была медсестрой. Награждена медалью «За оборону Москвы». В 1944 г. переехала в Ленинград. В 1948 г. поступила в аспирантуру БИН, в Лабораторию морфологии и анатомии, руководимую В. Г. Александровым, где и проработала до конца своих дней.

М. М., генетик по образованию, в своей исследовательской деятельности — прежде всего морфолог и анатом; ее всегда интересовал процесс развития и эволюции структуры, ее связь с функционированием. Отсюда острая постановка проблемы практически в каждой, даже малой ее работе. Основная проблематика работ М. М. — закономерности органообразовательной деятельности меристем (цветка, в том числе пыльцевого гнезда), значение спорообразования для растений, факторы индивидуального развития (морфогенеза) и их соотношение, структурные основы покоя семян, соотношение дву- и односемядольности, интерпретация терат и др. Все проблемы она рассматривала в эволюционном аспекте. Теоретическая направленность ее деятельности реализовалась и в конкретных исследованиях, и в ряде общих работ.

Работы М. М. с очень разнообразной, на первый взгляд, тематикой объединены единством подхода — с позиций структурно-функциональной и генетической целостности, можно сказать системности, а также тем, что они посвящены изучению репродуктивных органов — цветка и его частей, зародыша, семени, т. е. образований, имеющих ключевое значение для эволюции, и действительно очень «системных».

В первых работах по цветку на цито-гистологическом уровне исследуется развитие тычинок, в частности пыльцевых гнезд (Канд. дис., 1952а, б, 1957). Обобщающая статья по этой тематике (1969) посвящена ритмике процессов дифференциации в меристеме; интенсивность образования очагов меристемы рассматривается как имеющая обратную зависимость по отношению к интенсивности ростовых процессов; спорообразующая ткань «археспорий» непосредственно выводится из апикальной меристемы. Позднее М. М. вновь обращается к теме развития пыльцевого гнезда (1976б, 1981б, в), в частности, на ультраструктурном уровне (1975а, совместно с Даниловой). Ею осмыслялись изменение эволюционного значения спорообразования у семенных растений по сравнению

со споровыми, приспособительная эволюция цветка в целом (1968, а также главы неопубликованной коллективной монографии «Морфология цветка»). На морфолого-анатомическом уровне изучалась антэкология (1976б, 1981б).

По проблемам цветка в лаборатории работала и близкая коллега М. М., выдающийся морфолог Н. В. Первухина, теоретические воззрения которой М. М. во многом разделяла, поэтому не случайно взяла на себя труднейшее дело посмертного издания книги Н. В. Первухиной «Околоцветник покрытосеменных» (1979). М. М. можно считать не только ответственным редактором книги, но в определенной мере и ее соавтором.

Приблизительно с середины 70-х годов работы М. М. по цветку, в том числе теоретические, были посвящены органообразовательной деятельности меристем (1974б, 1981а, в, 1984, 1986). В 1982 г. под ее руководством Т. Д. Вышенской была защищена кандидатская диссертация, посвященная развитию андроцея чайных.

Появление этих работ было определенным вкладом в дискуссию о природе частей цветка (филломной, теломной или синтетической) и продолжением работ лаборатории в этой области (особенно по нижней завязи). Изучение органогенеза цветка в последние десятилетия стало приоритетным в мировой ботанике. Здесь открылся новый пласт фактических данных, которые не вмещались в рамки прежних теоретических представлений и прежде всего существующих категорий органов. Требовались разработка новых понятий, моделей и пересмотр прежних. Появились работы, осуществлявшие попытки создания новой парадигмы (работы Мейена, Саттлера и др.). Исследования М. М. были в русле этих поисков.

Исследуя своеобразный органогенез цветка, преимущественно андроцея, у представителей семейств молочайных и мальвовых (1981а, 1981в, 1986), М. М. выявляет характерные закономерности деятельности флоральных меристем: необходимость предварительного накопления массы меристематической ткани в виде локальных разрастаний (общих примордиев) для осуществления быстрых множественных закладок на них отдельных примордиев; разнообразное формообразовательное значение интеркалярного роста, который может включаться в определенной зоне и на определенном этапе и давать органы разного облика — от ветвистых (например, тычинки клещевины) до бокальчатых (циаций молочайных). Хотя интерпретация ее наблюдений порой бывала спорной, яркий показ пластичности цветка был, безусловно, актуален. В этих же работах М. М. обращает внимание ученых на необходимость пересмотра некоторых широко-употребляемых морфологических понятий, таких как «конгенитальное срастание». Действительно, этот термин предполагает определенный способ происхождения структуры или наличие для нее определенного исходного типа, но не однозначное описание существующего разнообразия структур.

Феномен уникальной пластичности цветка, природа его органов, проблема гомологии частей цветка рассматриваются в серии работ по тератологии цветка (1974б, 1975б, 1976а, 1977а, б). В работе по экспериментальному тератогенезу цветка чернушки (1977б, совместно с Фан Фаем) регистрируются интереснейшие отклонения: появление переходных форм элементов цветка; увеличение числа органов одной категории (в частности, махровость); рассогласование в появлении совместных признаков (семяпочек на плодолистиках); активное проявление признаков листа у разных элементов; нарушения за счет усиления интеркалярного роста; названное, по мнению автора, нельзя расценить как реверсии в силу большой неопределенности их проявлений.

В обобщающей теоретической работе по этой тематике (1977а) тератологические модификации трактуются в духе идей генетики развития Шмальгаузена, т. е. как результат нарушений (возможно, генетических) в системе индуктор—реагирующая ткань. Судить по тератам о природе органа, о пути его эволюции нельзя, поскольку они демонстрируют прежде всего нарушения морфогенетической программы. С другой стороны, как считает М. М., они могли

иметь значение для эволюции цветка, в том числе для его возникновения. Для эволюции цветка могли иметь значение следующие тератологические вариации в органогенезе: приобретение одними органами признаков других; развитие из одного примордия разных органов; смешение в одном органе признаков разных органов (1976а).

Обобщением работ по развитию цветка и в известной мере работ по тератологии явилась большая теоретическая статья М. М. «Черты морфологической эволюции растений, обусловленные спецификой их онтогенеза» (1983) с широкими обобщениями. В ней сопоставляется специфика индивидуального развития растений и животных, обобщаются особенности онтогенеза растений (высших, семенных): слабая интегративность и, как следствие, возможность развития органа не на своем месте; возникновение связанных с открытым ростом сериальных органов, содержащих переходные формы; возможность раздельных органов становиться совмещенными, а при рассогласовании вновь появляться независимо; возможность одних органов развиваться на структурной основе других в связи с наличием спящих очагов меристемы. (Очевидно определенное совпадение с тератологическими изменениями).

Автор предлагает генетическое объяснение описанных особенностей онтогенеза, отводя при этом другим факторам органогенеза — организменным и внешним — роль индукторов. Интерпретации М. М. построены на дальнейшем развертывании идей генетики развития Шмальгаузена. Работа явилась вкладом в разработку участия генома в формировании органов. Кроме того, в ней подкреплены такие понятия «новой» морфологии, как гетеротопия, частичная (количественная) гомология, онтогенетическая трансгрессия (развертываемые в работах Мейена, Саттлера, Хагеманна и др.), т. е. исследование способствует построению новой теории морфологии.

Пристальный интерес М. М. вызывал зародыш. Первые работы на эту тему были посвящены изучению структурных основ интереснейшего явления — глубокого покоя семян (1966а, б, 1971, 1973а). В этих и других работах (1973б) подтверждается, в частности, широкое распространение в меристемах различных частей растений (в том числе и в тапетуме развивающихся тычинок) клеточных комплексов, которые могут служить механизмом быстрого синхронного разрастания органа.

Интерес к структуре зародыша привел позднее к изучению проблемы становления однодольности, к работам о путях возможного происхождения односемядольного зародыша от двудольного. М. М. изучала узловые архаичные группы (лотосовые, нимфейные) со смешанными признаками (1988в, 1990б).

Помимо этого ею был проведен сравнительный анализ строения зародышей и проростков всех семейств класса Однодольных (использовался материал 1-го тома «Сравнительной анатомии семян», 1985). Результаты представлены в обобщающей статье (1990а, с соавт.), где разработана типология зародыша, приведены привязка типов зародыша к таксономическим группам (типам) и иллюстрации, намечены направления эволюции однодольных по признакам строения зародыша и проростка, показано особое значение строения зародыша и проростка для выявления связей однодольных с двудольными.

М. М. участвовала в подготовке многотомного издания «Сравнительная анатомия семян» (1985а, б, 1988б, 1991); ее обработки выйдут в 4-м и 5-м томах сводки. В научном наследии М. М. проявляется пристальный интерес к эволюционному процессу и попытки рассмотреть его с позиций физиолога и генетика. Она исследовала структурно-функциональный аспект эволюции, проводила широкие сопоставления растений и животных (значение процесса спорообразования, различия в онтогенезе), прослеживала становление важнейших признаков, определяющих крупные таксоны (однодольность), т. е. исследовала процессы макро- и микроэволюции.

М. М. всегда была открыта для нового в области теории. Ее никогда не устраивали расхожие схематические интерпретации, распространенные в нашей науке; она развенчивает «гипнозы» листовой природы частей цветка, эволюционной интерпретации терат. Широкий научный кругозор позволил М. М. в своих работах оперировать рядом глубоких и оригинальных идей, принадлежащих таким замечательным ученым, как Шмальгаузен, Северцов, Кренке, Первухина, Левина, а также Циммерман, Уоддингтон, Саттлер и др. Разносторонняя ее эрудированность в области ботаники, а также яркий научный темперамент и полемизм реализовались в серии рецензий, обзоров научных конференций, в работах мемориальных и по истории института (1962, 1964, 1970а, 1976в, 1988а, 1988г), в многолетнем реферировании в РЖ статей на различных языках по нескольким секциям.

М. М. была активным участником научных конференций за рубежом и у нас; в последние годы особенно велика ее роль как центральной фигуры ряда школ по теоретической морфологии растений. Она с исключительной доброжелательностью умела откликнуться на научные успехи коллег — старших и младших, в особенности последних: молодежи она отдавала всю свою душу.

Нельзя не сказать о том, сколько сил и лучших лет жизни было отдано ею научно-организационной работе на благо всего института. С 1955 по 1962 г. она была ученым секретарем института. В течение этого времени ею велся раздел «Хроника» в Ботаническом журнале (1955—1958 гг.). С 1966 по 1982 г. М. М. заведует аспирантурой БИН. Аспиранты, прошедшие «через ее руки» (а это огромный отряд), вспоминают ее редкую доброжелательность и умение помочь. Под ее руководством и при ее участии защищены три кандидатские диссертации.

Память о человеке и ученом Марии Михайловне Лодкиной надолго сохранится в сердцах тех, кто ее знал.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ М. М. ЛОДКИНОЙ

1952

(а). К истории развития тычинок некоторых однодольных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: БИН.

(б). О начальных этапах развития тычинки пшеницы и лилии в связи с теорией стадийного развития // ДАН СССР. Т. 83. № 4. С. 613—616.

1956—1958

Хроника. Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в декабре 1955 г.—первом полугодии 1958 г. // Бот. журн. Т. 41. № 3. С. 450—451; № 4. С. 617—618; № 11. С. 1730—1731. Т. 42. № 1. С. 153—156; № 3. С. 508—510. Т. 43. № 10. С. 1515—1519; № 11. С. 1781—1784.

1957

Особенности развития тычинок пшеницы и лилии в связи с общей физиологией цветка // Тр. БИН АН СССР. Вып. 4. Сер. VII. С. 323—377.

1962

On the outline of history of the V. L. Komarov Botanical institute of the USSR Academy of Sciences (1714—1961) // M.; L.: Acad. Sci. of the USSR press. 48 p. (Совместно с Д. В. Лебедевым, С. Ю. Липшицем).

1964

(Рец.). В. А. Поддубная-Арнольди. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М. 1964 // Бот. журн. Т. 49. № 12. С. 1805—1806.

1966

(а). Развитие зародыша бересклета европейского в период стратификации семян // Бот. журн. Т. 51. № 5. С. 649—659.

(б). Histological studies of the meristem of the *Euonymus europaea* L. embryo during the period of stratification of seeds // Reprinted from Proc. Symp. Praha-Nitra. 1964. Praha: Academia.

1968

Изменение значения спорообразования в эволюции растений // Рефераты докл. Межвузовск. конф. по морфологии растений. М.: МГУ. С. 173—175.

1969

«Archesporium» and the rythm of the differentiation process in the meristem // Rev. cit. biol. veg. T. 32. Fs. 1-2. P. 13—19.

1970

(а). Наталия Васильевна Первухина (к 60-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 55. № 7. С. 1035—1039. (Совместно с М. Ф. Даниловой, М. С. Яковлевым).

(б). Первый Всесоюзный симпозиум по антэкологии (Пермь, 26—30 мая 1969 г.) // Бот. журн. Т. 55. № 7. С. 1060—1063. (Совместно с Н. В. Первухиной, Р. Е. Левиной).

1971

Анатомические изменения зародыша *Acer tataricum* L. при созревании в процессе стратификации семян // Бот. журн. Т. 56. № 3. С. 321—334.

1973

(а). Морфологические и анатомические аспекты изучения покоя семян // Физиолого-биохимические проблемы семеноведения и семеноводства: Всесоюз. симп. Иркутск: АН СССР. Ч. I. С. 78—80.

(б). Строение апекса корня *Gnetales* // Бот. журн. Т. 58. № 11. С. 1589—1596. (Совместно с Н. С. Ворониным, Н. В. Воронкиной).

1974

(а). К вопросу о физиологической карликовости зародыша покоящихся семян // Бот. журн. Т. 59. № 1. С. 14—23. (Совместно с М. Г. Николаевой, А. И. Ляшук).

(б). Природа цветка с точки зрения механики развития // Докл. МОИП. Зоол. и бот. С. 96—98.

1975

(а). Ультраструктура клеток пыльцевого мешка *Triticum aestivum* на ранних стадиях его развития // Бот. журн. Т. 60. № 1. С. 47—52. (Совместно с М. Ф. Даниловой).

(б). Teratological modifications of evolution of flower from genetical point of view // Тез. докл. XII Международный ботанический конгресс. Т. 1. С. 223.

1976

(а). О проблеме гомологии органов в связи с ролью терат в эволюции цветка // Матер. V Московск. совещ. по филогении растений. М. С. 97—98.

(б). Своеобразные черты развития пыльцевых мешков у некоторых видов *Najadaceae* Juss. и *Lemnaceae* S. Gray. // Бот. журн. Т. 61. № 11. С. 1536—1545.

(в). (Рец.). George S. Allen, John N. Owens. The life-history of Douglas-fir. Ottawa, 1972 // Бот. журн. Т. 61. № 6. С. 901—903.

1977

(а). Тератология цветка, морфологическая природа его органов и проблема гомологии с точки зрения генетики развития // Бот. журн. Т. 62. № 12. С. 1731—1741.

(б). Тератология цветка *Nigella damascena* L. и ее возможное истолкование // Бот. журн. Т. 62. № 12. С. 1742—1747. (Совместно с Фан Фаем).

1981

(а). О срастаниях, расщеплениях и ветвлениях в развитии андроцея у некоторых представителей мальвовых и молочайных // Морфологическая эволюция. Матер. VI Московск. совещ. по филогении растений. М. С. 77—79.

(б). Подводное и надводное цветение лобелии Дортманна (*Lobelia dortmanna* L.) // Экология опыления растений. Пермь. С. 70—77.

(в). Строение и развитие андроцея у двух видов рода *Chrozophora* (*Euphorbiaceae*) // Бот. журн. Т. 66. № 9. С. 1271—1276.

1983

Черты морфологической эволюции растений, обусловленные спецификой их онтогенеза // Журн. общ. биол. Т. 44. № 2. С. 239—253.

1984

Органообразовательная деятельность флоральных меристем покрытосеменных растений // Тез. докл. I Всесоюз. конф. по анатомии растений. С. 93.

1985

(а). Сем. *Orchidaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука. Т. 1. С. 142—150.

(б). Сем. *Lemnaceae* // Там же. С. 275—280.

1986

Способ развития циация молочайных — свидетельство его цветковой природы // Источники информации в филогенетической систематике растений. М.: МОИП. Секц. ботан. С. 43—44.

1988

(а). Роза Ефимовна Левина (1908—1987) // Бот. журн. Т. 73. № 1. С. 149—154. (Совместно с М. Ф. Даниловой, М. Э. Кирпичниковым, А. Е. Васильевым и др.).

(б). Сем. *Chloranthaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука. Т. 2. С. 89—92.

(в). Эволюционные отношения однодольных и двудольных по данным изучения зародышей и проростков // Бот. журн. Т. 73. № 5. С. 617—629.

(г). (Рец.). Т. Б. Батыгина. Новое представление о бесполом размножении и его классификация у цветковых (в свете эспериментальных данных) // Бот. журн. Т. 73. № 9. С. 1363—1367. (Совместно с Л. И. Орёл).

1989

All-Union Conference on the problems of evolution held in Moscow, January, 1989 // Evolutionary trends in plants. Vol. 3. N 1. P. 11—13.

1990

(а). Некоторые направления структурной эволюции семян однодольных // Бот. журн. Т. 75. № 6. С. 755—773. (Совместно с М. Ф. Даниловой, Е. Н. Немирович-Данченко, Г. А. Комар).

(б). On the question whether *Nymphaea* and *Nelumbo* are dicots // Abstr. XI Int. Symp. «Embryology and seed reproduction». Leningrad. P. 94.

1991

Сем. *Actinidiaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука. Т. III. С. 172—174.

Т. Д. Вышенская, М. Ф. Данилова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук
Санкт-Петербург

Получено 28 X 1991

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

ВНИМАНИЮ

РУКОВОДИТЕЛЕЙ ПРЕДПРИЯТИЙ, ОРГАНИЗАЦИЙ И КООПЕРАТИВОВ

Ботанический журнал публикует платные рекламные объявления и информации по заказам государственных и общественных предприятий, организаций, кооперативов, частных лиц.

В случае необходимости редакция может заключить с Вами договор на периодическую публикацию Вашей рекламы или информации.

Для оформления заказа Вам необходимо направить гарантийное письмо за подписью руководителя и главного бухгалтера, где указать свои почтовые и банковские реквизиты, и текст самой информации по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, д. 1. Редакция Ботанического журнала.

Справки по телефону: 350-72-49.



Таблица I.

1—4 — *Akdalaphyton caradocki*. *1* — фрагмент стебля, видны продольные ребра на поверхности фитолеймы, обр. 1, нат.; *2* — фрагмент наиболее широкого олиственного побега с широкими ребрами, соответствующими листовым пластинкам, обр. 2, нат.; *3, 3а* — фрагмент побега, в верхней части *3а* видны спирально расположенные листья, обр. 4, *3* — нат., *3а*, ×4; *4, 4а* — фрагмент олиственного побега, видны листья с четко выраженной жилкой, обр. 3, *4* — нат., *4а*, ×4. *5* — cf. *A. caradocki*; общий вид поверхности обр. 5а; стрелкой снизу отмечен фрагмент 5а-I, стрелкой сверху фрагмент 5а-II, нат.

1/2 I Зак. 1781

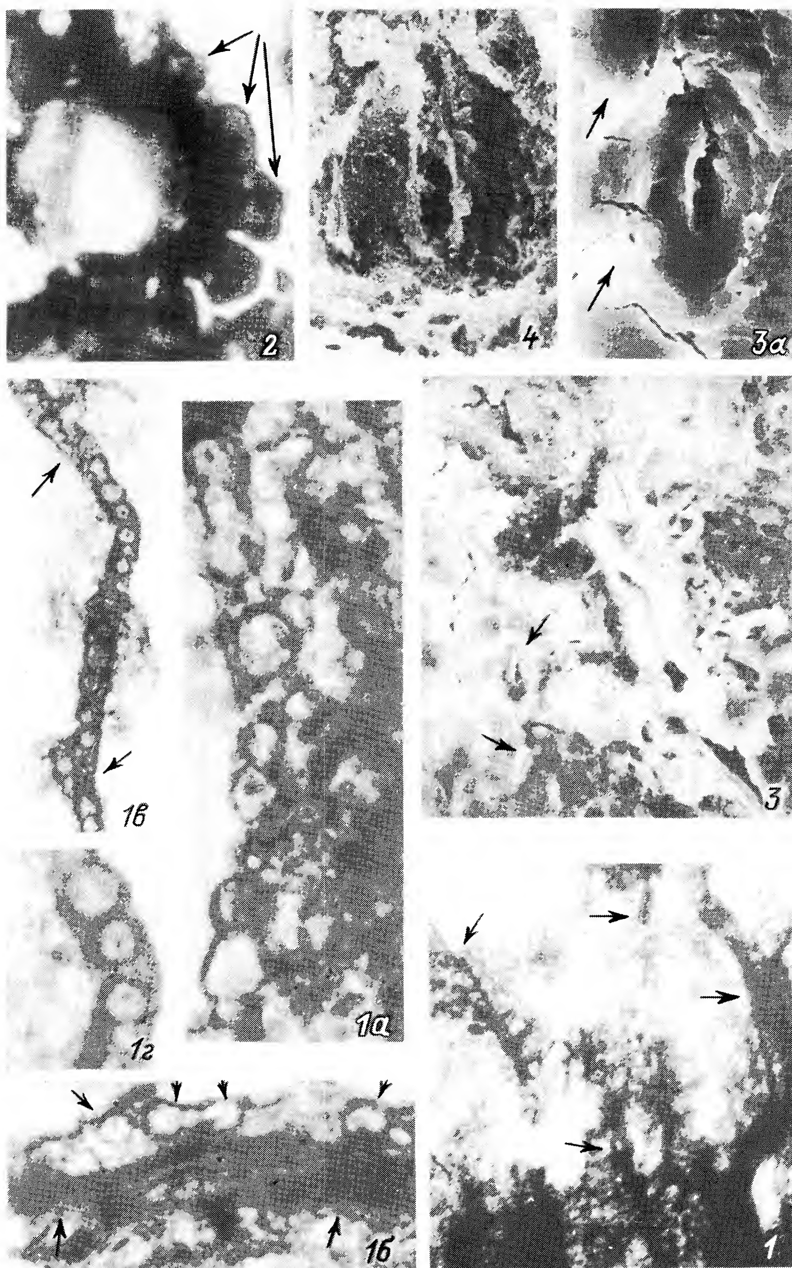


Таблица II.

1, 2 — Akdalaphyton caradocki. 1 — общий вид фрагмента отмацерированной фитолеймы листа, стрелками указаны тяжи трубковидных пористых клеток, обр. 3, преп. 3, ×200; *1а* — фрагмент паренхимной ткани листа, обр. 3, преп. 3, ×1000; *1б* — фрагмент фитолеймы, стрелками снизу отмечены толстостенные трахеидоподобные (?) клетки, сверху — поры в стенке трубковидной клетки, обр. 3, преп. 3, ×1000; *1в, 1г* — стрелкой отмечены контакты клеток, обр. 3, преп. 3, *1в*, ×300, *1г*, ×1000; *2* — актиноцитное устьице, стрелками указаны побочные клетки, обр. 4, преп. 4, ×4000. *3, 3а, 4* — cf. *A. caradocki*; *3* — фрагмент отмацерированной фитолеймы, стрелками отмечены устьица, обр. 5 (фрагмент 5а-I), СЭМ, *3*, ×600; *3а* — устьице, слева стрелками отмечены буторки, СЭМ, × 4000; — устьице в фитолейме фрагмента 5а-II, СЭМ, × 4000.

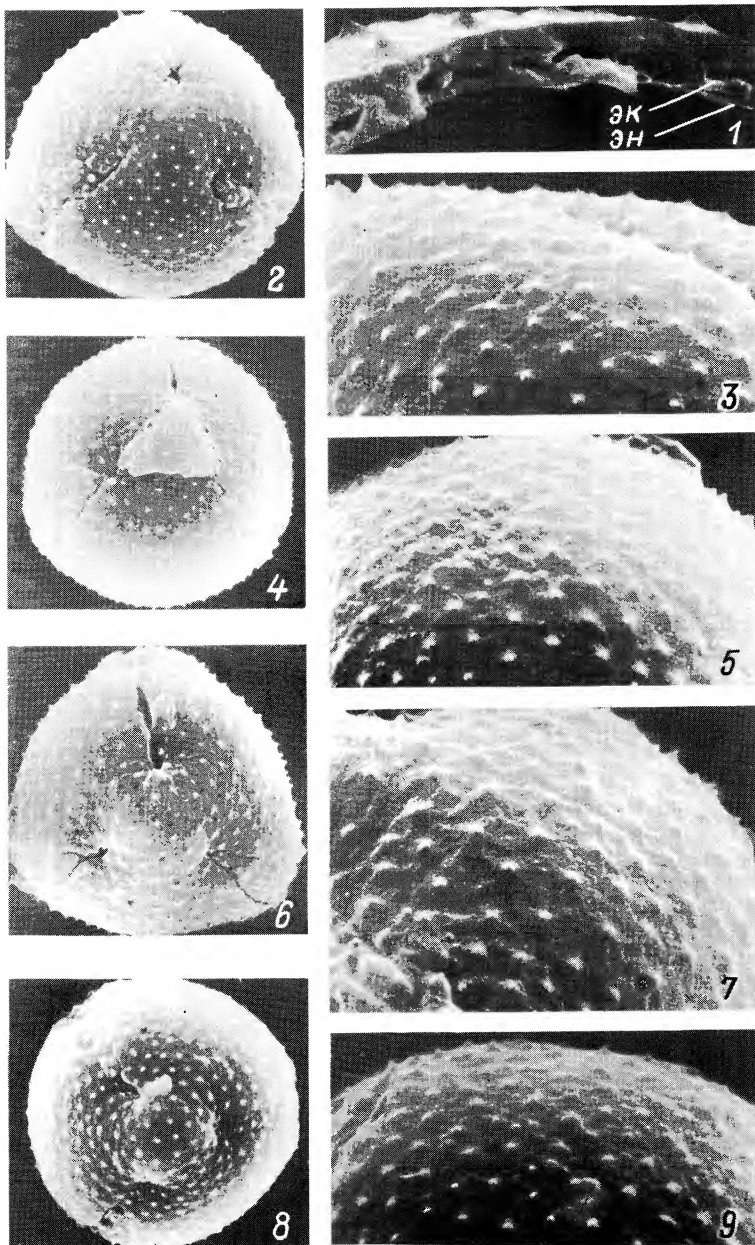


Таблица I. Пыльцевые зерна представителей рода *Aquilegia*.

1 — скол оболочки пыльцевого зерна *A. colchica*, ×10 000. Группы: *2, 3* — Vulgares (*A. sibirica*); *4, 5* — Olympicae (*A. olympica*); *6, 7* — Glandulosae (*A. glandulosa*); *8, 9* — Flabellatae (*A. borodinii*). *2, 4, 6, 8* — вид с полюса, ×2000; *3, 5, 7, 9* — скульптура, ×5000. *эк* — эктэкзина, *эн* — эндэкзина.

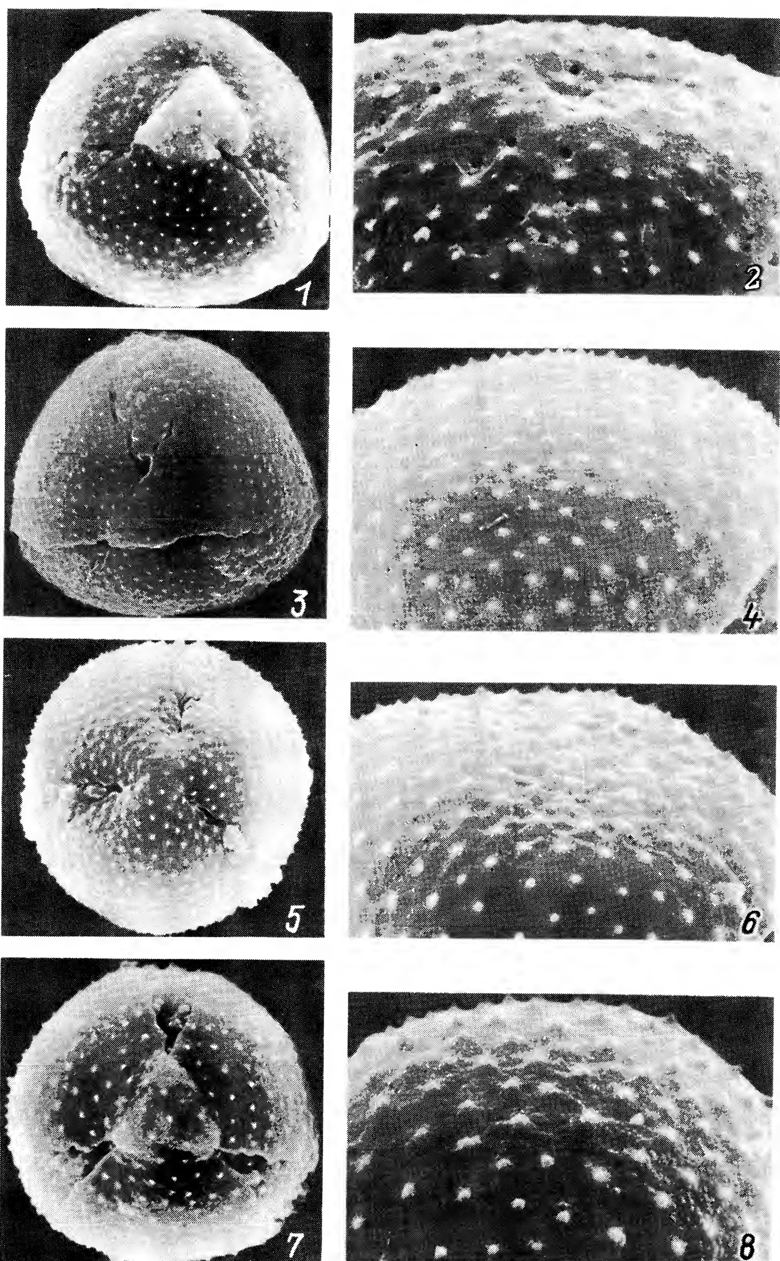


Таблица II. Пыльцевые зерна представителей рода *Aquilegia*.

Группы: *1*, *2* — Viridiflorae (*A. buriatica*); *3*, *4* — Lactiflorae (*A. coelestis*); *5*, *6* — Ecalcaratae (*A. parviflora*); *7*, *8* — A. *scinneri*. *1*, *3*, *5*, *7* — вид с полюса (*1* — ×1800; *3*, *5*, *7* — ×2000); *2*, *4*, *6*, *8* — скульптура, ×5000.

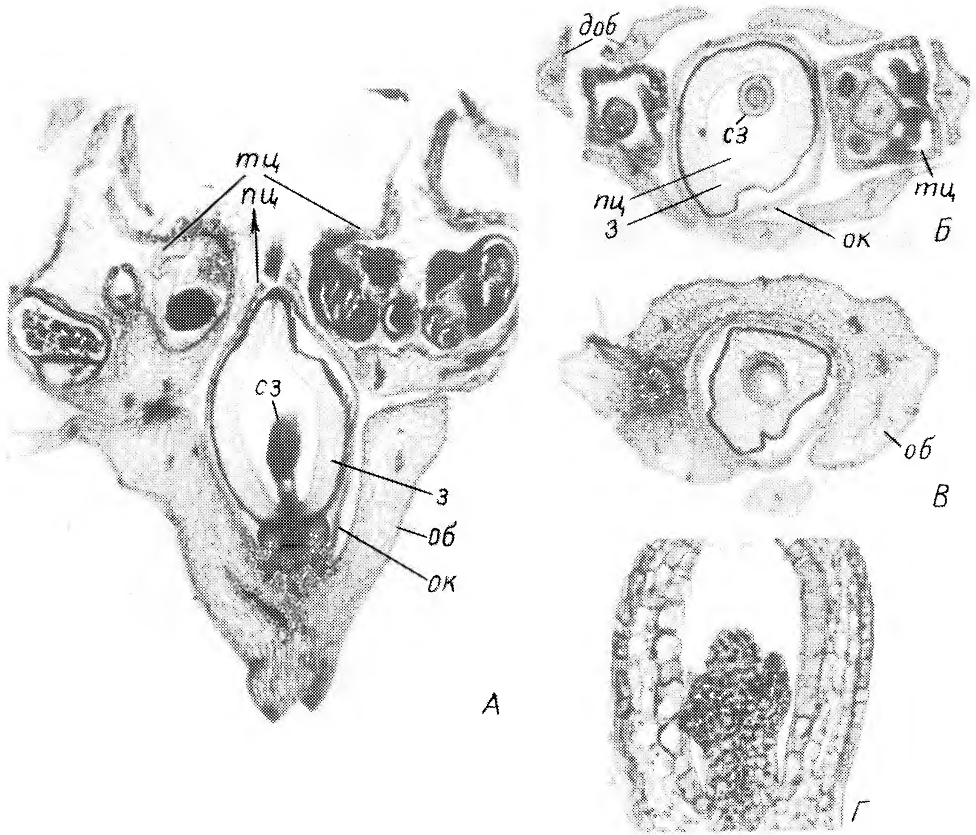


Таблица. Строение псевданция у *Gesnouinia arborea* на продольном медианном (*А*, *Г*) и поперечных (*Б*, *В*) срезах (поперечные срезы сделаны на более раннем этапе развития псевданция).

Б — срез выше места прикрепления тычиночных цветков, *В* — срез на уровне трубчатой части обвертки, *Г* — деталь: рудимент гинецея в тычиночном цветке; *з* — завязь, *доб* — доли обвертки, *об* — обвертка, *ок* — околоцветник, *сз* — семязачаток, *пц* — пестичный цветок, *тц* — тычиночный цветок.

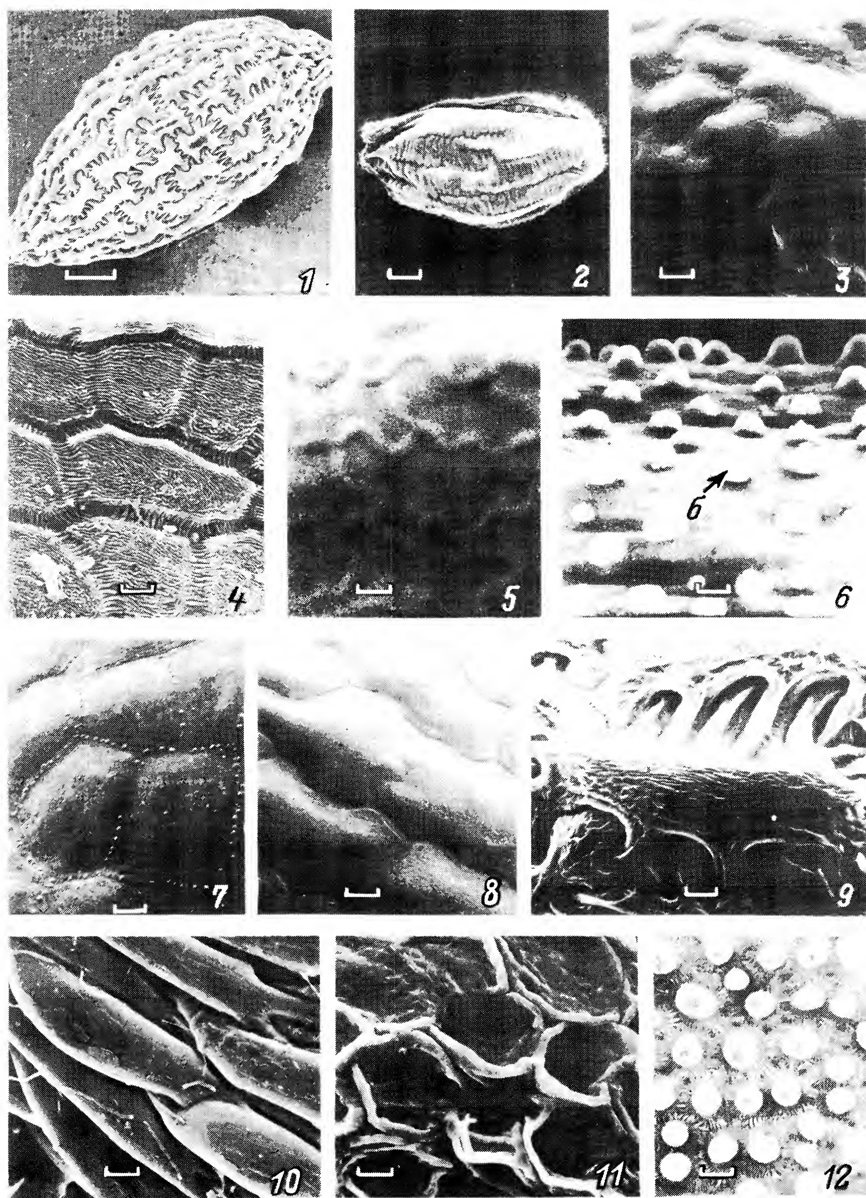
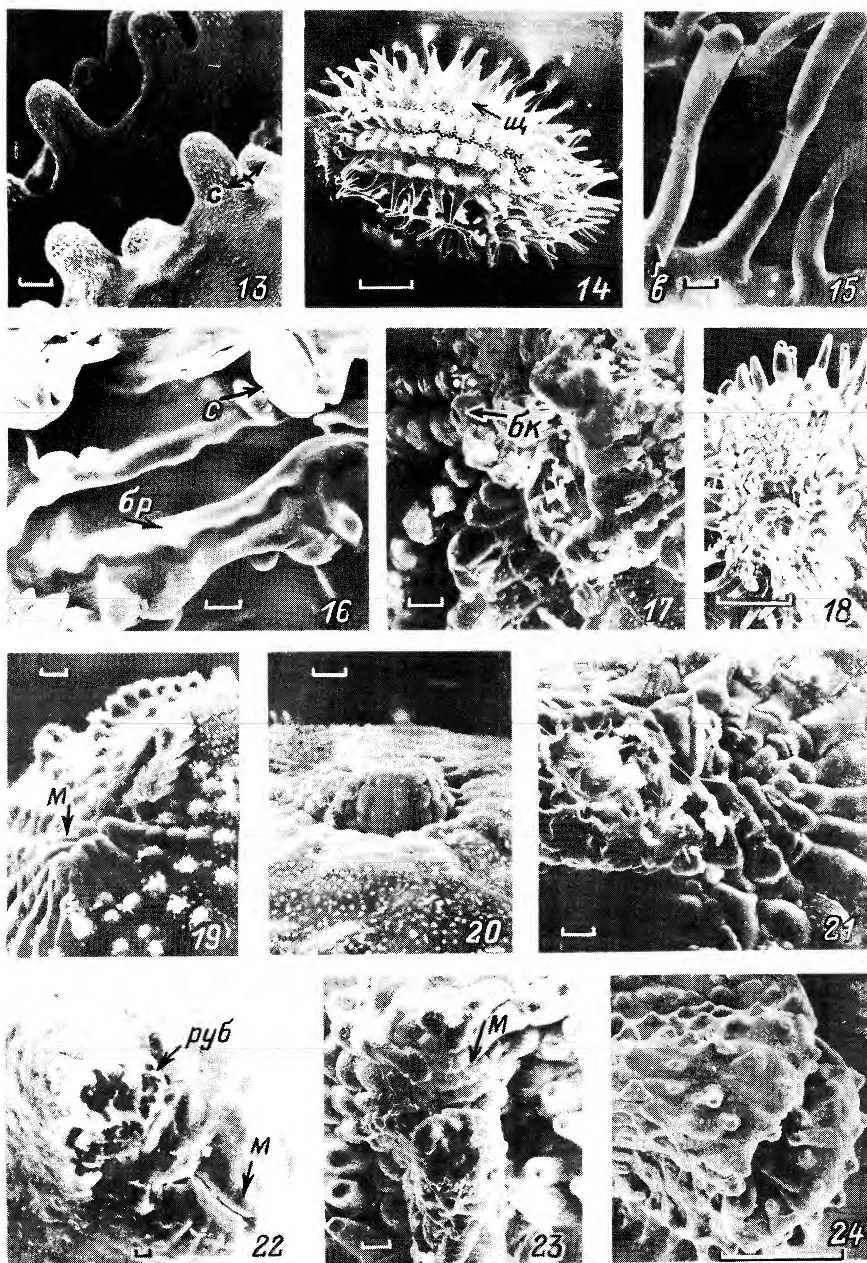


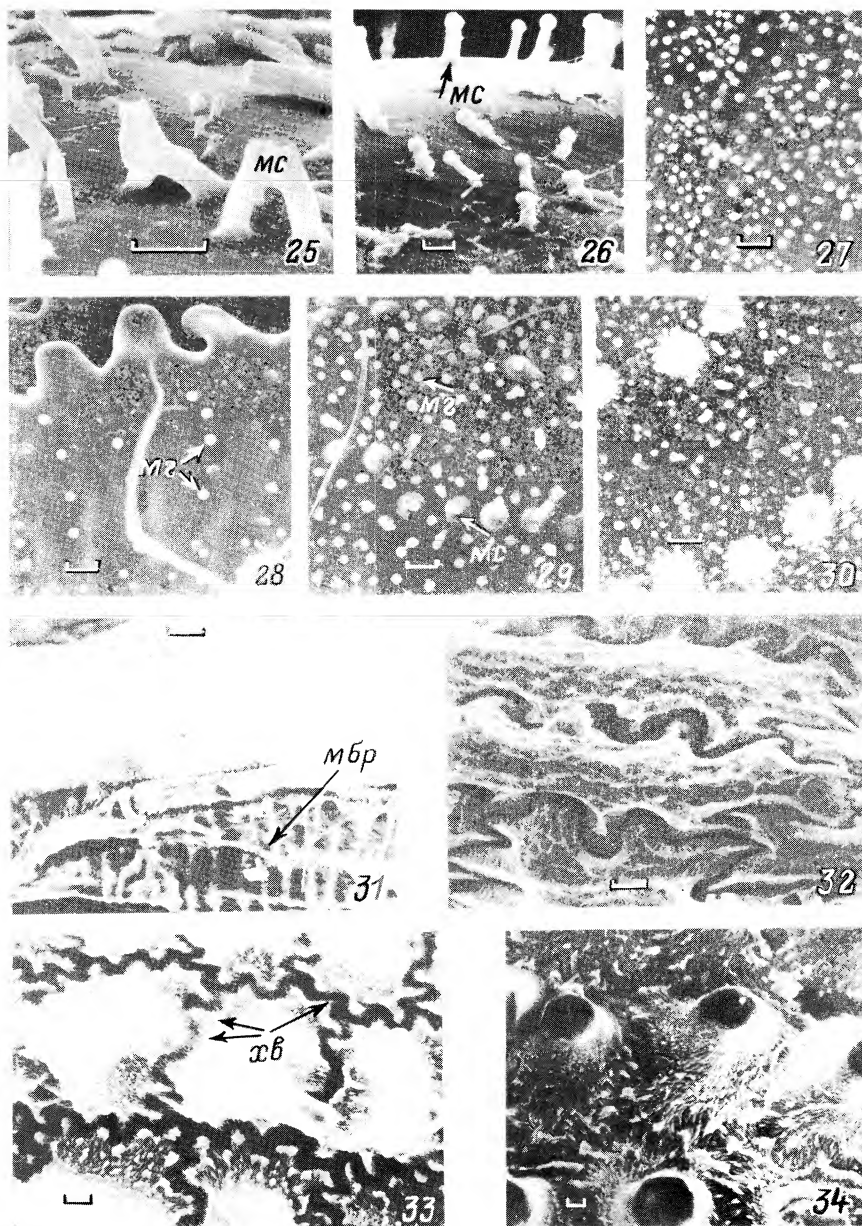
Таблица.

1, 2 — общий вид семени *Tellima grandiflora (1), Saxifraga brachypetala (2)*; *3—13* — фрагменты поверхности семени: *Chrysosplenium tetrandum (3), Bergenia delavaya (4), Chrysosplenium alternifolium (5), Saxifraga cotyledon (6), Mitella nuda (7), Chrysosplenium nudicaule (8), Tellima grandiflora (9), Mitella japonica (10), Saxifraga tenuis (11), Boykinia lycoctonifolia (12), Saxifraga nudicaule (13)*;



Продолжение таблицы.

14 — общий вид семени: *15, 16* — фрагменты поверхности семени: *Ghrysosplenium echinus (15)*, *Saxifraga asiatica (16)*; *17—24* — микропилярный конец семени: *Chrysosplenium fauriae (17)*, *Heuchera cylindrica (18)*, *Chrysosplenium album (19)*, *C. valdivicum (20)*, *Tolmiea menziesii (21)*, *Mitella nuda (22)*, *Peltoboykinia tellimoides (23)*, *Bergenia ciliata (24)*;



Продолжение таблицы.

25—34 — фрагменты поверхности семени: *Chrysosplenium pseudofauriae (25), C. grayanum (26), C. valdivicum (27), C. discolor (28), C. villosum (29), C. album (30), Astilbe decandra (31), Tellima grandiflora (32), Heuchera pubescens (33), H. hispida (34). б* — бугорок, *с* — сосочек, *ш* — шип, *в* — волосок, *бр* — борозда, *бк* — бокаловидные клетки, *м* — микропиле, *руб* — рубчик, *мс* — микрососочек, *мг* — микрогорошина, *мбр* — микроборозда, *хв* — хлопья воска. Масштабные линейки: *1, 14, 18, 25, 31* — 100, остальные — 10 мкм.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1992. Т. 77. № 4. 1—112.